

# Les grands troncs nerveux du zeugopode des Lacertiliens (Reptiles, Squamates)

par Sabine RENOUS-LÉCURU et Robert JULLIEN \*

**Résumé.** — La présente étude illustre les divergences introduites par les processus évolutifs entre des formations que l'on suppose avoir été initialement semblables : celles des membres thoracique et pelvien. Ces divergences sont partout présentes dans le segment étudié. Légères encore dans la loge musculaire ventrale où les nerfs homotypes conservent, de part et d'autre, un rôle et une situation sensiblement analogues, elles deviennent très fortes dans la loge dorsale où les correspondances entre les deux membres ont le plus souvent disparu. Seul un examen des autres Tétrapodes nous permet d'imaginer à peu près ce qu'a pu être ici le dispositif initial commun. Nerfs dorsal du stylopode et interosseux devaient desservir simultanément cette loge, selon des modalités identiques d'un membre à l'autre. Un problème subsiste, qui paraît d'ailleurs insoluble pour l'instant, pour tous les Tétrapodes : celui du péronier ou sciatique poplité externe dont on ne sait dire s'il est le vestige d'un nerf depuis longtemps disparu au membre thoracique ou bien une nouveauté au membre pelvien. Quoi qu'il en soit, partant de ce qui semble avoir été commun, au départ, à tous les animaux ayant conquis le milieu terrestre, nous pouvons bien juger de la singularité des tendances évolutives apparues dans la lignée des Lacertiliens : en particulier l'orientation différente des axones innervant la loge dorsale de l'avant-bras et la variabilité de cette orientation à la jambe. Ces tendances les différencient de tous les autres Tétrapodes, excepté peut-être des Amphisbéniciens.

**Abstract.** — This study illustrates evolutionary divergences in structures assumed to have been initially similar : the thoracic and pelvic limbs. These divergences are present throughout the segment studied still slight in the ventral musculature where the homotypic nerves retain approximately analogous roles and positions in the two limbs, they become very strong in the dorsal musculature where the correspondances between the two limbs have most often disappeared. Only an examination of the other tetrapods permits us to imagine what the initial common disposition could have been here. The dorsal nerve of the stylopod and the interosseous nerve came to serve this region simultaneously and in the same manner in both limbs. One problem remains which appears, besides, to be insoluble for the instant for all Tetrapods : that of the *peroneus* or *ischiodicus dorsalis*. One cannot say whether it is a vestige of a nerve long gone in the thoracic limb or, rather, an innovation in the pelvic limb. In any case, we can well appreciate the singularity of evolutionary tendencies in Lacertilians (considering that which seems to have been common to all animals having conquered the terrestrial field) : in particular the different orientation of axons innervating the dorsal region of the forearm and the variability of this orientation in the leg. These tendencies differentiate the Lacertilians from all other Tetrapods with the possible exception of the Amphisbenians.

**Resumen.** — El presente estudio pone de manifiesto las divergencias introducidas por los procesos evolutivos entre formaciones que se ha supuesto fueron inicialmente semejantes : las de los miembros torácico y pelviano. Estas divergencias están presentes en cualquier parte del

\* *Laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum national d'Histoire naturelle, 55 rue de Buffon, 75005 Paris.*

segmento estudiado. Poco notables aún en la logia muscular ventral, en donde los nervios homotipos conservan por una y otra parte un papel y una situación sensiblemente análogas, se hacen importantes en la logia dorsal, en la que las correspondencias entre los dos miembros desaparecen ammenudo. Solo un exámen de otros Tetrápodos nos permitiría entrever, aproximadamente, cual ha podido ser en este caso el dispositivo inicial común. Los nervios dorsal del estilopodio e interóseo deberían inervar simultáneamente esta logia, según las idénticas modalidades de un miembro y del otro. Un problema subsiste, que parece, por otro lado, insoluble por el momento para todos los Tetrápodos : el del peronéo o ciático poplíteo externo, del que no se puede decir si es el vestigio de un nervio hace mucho tiempo desaparecido del miembro torácico, o bien una novedad del miembro pelviano. Cualquiera que sea éste problema y, partiendo de lo que parece haber sido común al principio a todos los animales que han conquistado el medio terrestre, podemos constatar la singularidad de las tendencias evolutivas en la línea de los Lacértidos, particularmente, la diferente orientación de los axones que inervan la logia dorsal del « antebrazo » y la variabilidad de esta orientación en la « pierna ». Estas tendencias los diferencian de todos los otros Tetrápodos, a excepción, posiblemente, de los Anfisbé — nidos.

## SOMMAIRE

I. — INTRODUCTION .....	170
II. — DESCRIPTION DES TRONCS NERVEUX.....	171
TRONCS DESSERVANT LA MUSCULATURE ANTIBRACHIALE.....	171
a) Le radial.....	171
b) L'ulnaire .....	173
c) Le médian.....	177
d) L'interosseux .....	177
TRONCS DESSERVANT LA MUSCULATURE JAMBIÈRE.....	178
a) Le péronier. ....	180
b) Le fibulaire externe. ....	181
c) Le médian. ....	183
d) L'interosseux .....	183
III. — LISTE DES ESPÈCES ÉTUDIÉES.....	185
LACERTILIENS.....	185
1. Iguanidés. ....	185
2. Agamidés. ....	186
3. Chaméléonidés .....	187
4. Geckonidés .....	187
5. Eublepharidés. ....	188
6. Uroplatidés.....	188
7. Pygopodidés .....	188
8. Xantusiidés. ....	189
9. Scineidés .....	189
10. Gerrhosauridés .....	189
11. Cordylidés.....	189
12. Lacertidés .....	189
13. Téiidés.....	190
14. Anguidés .....	190
15. Xénosauridés.....	191
16. Héliodermatidés.....	191
17. Varanidés.....	191
18. Lanthanotidés.....	191
AUTRES TÉTRAPODES DISSÉQUÉS POUR COMPARAISON.....	191
IV. — EXAMEN DES PROBLÈMES POSÉS PAR L'INNERVATION DE LA LOGE DORSALE DU ZEUGOPODE DES LACERTILIENS DANS LE CADRE PLUS GÉNÉRAL DES TÉTRAPODES.....	191
Documents fournis par les Tétrapodes autres que les Lacertiliens.....	191
Particularités des Lacertiliens et leur place parmi les Tétrapodes.....	197
V. — CONCLUSIONS .....	200
NOMS LATINS DES NERFS ET DES MUSCLES CITÉS DANS LE TEXTE.....	202
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	203

## I. — INTRODUCTION

Le premier objectif de ce travail est de compléter, à travers une grande série de dissections, la connaissance des troncs responsables de l'innervation des musculatures anti-brachiale et jambière chez les Lacertiliens. Les premières observations sur ce sujet avaient été entreprises par des auteurs comme GADOW (1881), KUHNE (1913), RABL (1915), RIBBING (1938), et HAINES (1950). Nous leur devons, entre autres enseignements, celui d'avoir montré l'intérêt, pour la systématique, de recherches de ce genre, généralement peu pratiquées. Toutefois, leurs conclusions se fondaient sur l'étude d'un nombre restreint de formes. On était donc en droit d'attendre, d'investigations nouvelles, des renseignements inédits sur les variations d'origine, de trajet et de destination de ces troncs. C'est dans cet espoir que nous avons abordé cette étude, étendant à près de deux cents genres de Lacertiliens les observations amorcées jadis sur quelques-uns d'entre eux. Toutes les familles de cet ordre sont ici représentées, à l'exception de celles qui, actuellement, ne groupent que des animaux parfaitement apodes. De plus, l'unique genre, très rare, des Shinisauridés, n'a pu être disséqué. Cependant, comme cette famille fait partie du vaste ensemble des Anguioïdes, bien figuré par ailleurs dans notre matériel, nous pouvons considérer que nos conclusions concernent toutes les superfamilles de l'ordre. Quoiqu'une quarantaine de genres, environ, manquent encore, il nous est possible de fournir aujourd'hui des informations assez complètes sur les variations des nerfs concernés.

Ce premier travail, proprement anatomique, a été réalisé en deux temps. L'un, il y a quelques années, a été marqué par la publication de deux notes distinctes, traitant du membre thoracique (LÉCURU, 1967), et pelvien (JULLIEN, 1967). Nos recherches se développaient alors séparément, à partir d'un nombre de spécimens encore restreint. Aujourd'hui, la situation est toute différente. D'une part, en effet, l'accroissement considérable du matériel nous permet de compléter largement nos premières observations ; d'autre part, la confrontation permanente de nos résultats nous donne l'occasion de revenir, avec des données nouvelles, sur certains problèmes posés par l'innervation de la loge dorsale du zeugopode. Pour les considérer toutefois, le cadre offert par les Lacertiliens s'avère assez étroit. Nous l'avons élargi à l'ensemble des Tétrapodes et cet examen constituera la seconde et dernière partie de ce travail.

À la base de l'étude que nous entreprenons, nous avons posé une sorte de postulat. En effet, nous supposons, au départ, qu'une organisation commune a existé aux deux membres du « Tétrapode primitif ». Cette hypothèse, défendue par maints auteurs et qui s'appuie sur de nombreux travaux d'anatomie et d'embryologie, facilitera grandement la description des troncs nerveux.

Dans ce but aussi nous avons toujours considéré les deux membres dans une position identique : celle qu'ils occuperaient dans un plan transversal, le zeugopode fléchi à



angle droit sur le stylopoде horizontal. Le même souci de clarté nous a enfin conduit à adopter, pour bras et jambes, une nomenclature homogène, proposée par RIBBING (1938) pour l'ensemble des Tétrapodes. Les termes en sont communément utilisés aujourd'hui pour tous ces animaux au membre antérieur ; ils le sont beaucoup moins, en revanche, pour le membre pelvien, et nous donnerons, lorsque ce sera nécessaire, les appellations qui leur correspondent dans les nomenclatures concurrentes. Dans un tableau placé en fin d'article seront portés les noms latins des nerfs et des muscles cités dans le texte.

Dans notre exposé nous envisagerons d'abord l'avant-bras auquel nous comparerons ensuite la jambe.

Précisons que lorsque nous dirons d'un nerf qu'il est extenseur ou fléchisseur, nous entendrons exclusivement qu'il se distribue aux muscles dorsaux ou, au contraire, ventraux du zeugopode.

Nous donnerons la liste des animaux disséqués à la fin de la partie descriptive<sup>1</sup>.

## II. — DESCRIPTION DES TRONCS NERVEUX

### Troncs desservant la musculature antibrachiale

On a, depuis longtemps, écrit qu'ils étaient quatre : radial, ulnaire, médian et interosseux, que le premier était surtout destiné au bras, que le second présentait des variations de trajet exploitables en systématique ; enfin que les deux derniers naissaient, au niveau du coude, d'un tronc commun dit fléchisseur braehial. Nos dissections sur l'ensemble des Lacertiliens confirment ces données classiques. Mais elles apportent, en outre, un certain nombre d'informations nouvelles qui permettent de donner de ces nerfs des descriptions désormais très complètes. L'illustration est fournie par les quatre premières figures.

#### a) LE RADIAL

C'est un nerf exclusivement extenseur, essentiellement destiné au triceps brachial. Il émane toujours de la région moyenne du plexus et emprunte dès ce niveau une voie invariable qui lui est propre. D'abord caché par le chef superficiel du dentelé puis par le grand dorsal, il sort de l'épaule caudalement au tendon distal de ce dernier muscle. Plongeant très précocement entre les couches superficielles et profondes du triceps, il pénètre dans son faisceau le plus antérieur et le plus ventral. Là, il se dirige vers le bord cranial du membre pour atteindre le foramen ectépicondylien de l'humérus. Dorsal jusqu'à cet orifice et ayant

1. La plupart des spécimens nous ont été obligeamment confiés par le Professeur J. GUIBÉ, Directeur du Laboratoire d'Herpétologie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris. Nous tenons à le remercier ici bien vivement.

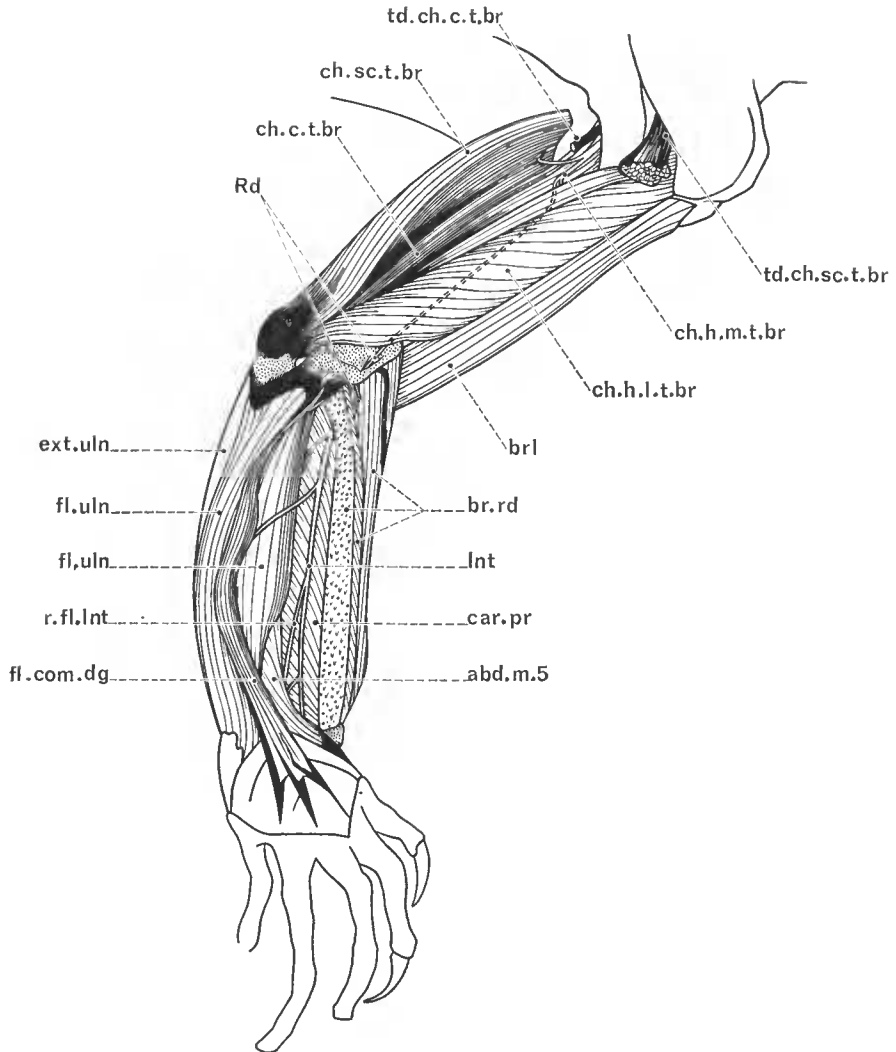


FIG. 1. — *Iguana iguana*. Trajets généraux des nerfs radial et interosseux, membre antérieur droit, extenseurs.

*abd.m.5*, abducteur du cinquième métacarpien ; *brl*, brachial ; *br.rd*, brachio-radial ; *car.pr*, carré pronateur ; *ch.c.t.br*, chef coracoïdien du triceps brachial ; *ch.h.l.t.br*, chef huméral latéral du triceps brachial ; *ch.h.m.t.br*, chef huméral médian du triceps brachial ; *ch.sc.t.br*, chef scapulaire du triceps brachial ; *ext.uln*, extenseur ulnaire du carpe ; *fl.com.dg*, fléchisseur commun des doigts ; *fl.uln*, fléchisseur ulnaire du carpe ; *Int*, nerf interosseux ; *Rd*, nerf radial ; *r.fl.Int*, rameau fléchisseur du nerf interosseux ; *td.ch.c.t.br*, tendon du chef coracoïdien du triceps brachial ; *td.ch.sc.t.br*, tendon du chef scapulaire du triceps.

innervé toute la loge dorsale du stylo-pode, il devient ventral après l'avoir emprunté. Il se dirige alors vers le brachio-radial et se distribue à son chef antérieur, quelquefois dédoublé.

b) L'ULNAIRE

Exclusivement fléchisseur, il est particulièrement instable dans son origine et son trajet. Issu de la région caudale du plexus, comme le tronc fléchisseur brachial, il est quelquefois totalement indépendant de celui-ci. Mais, la plupart du temps, il constitue l'une de ses branches et le niveau auquel il s'en détache n'est pas sans incidence sur son trajet

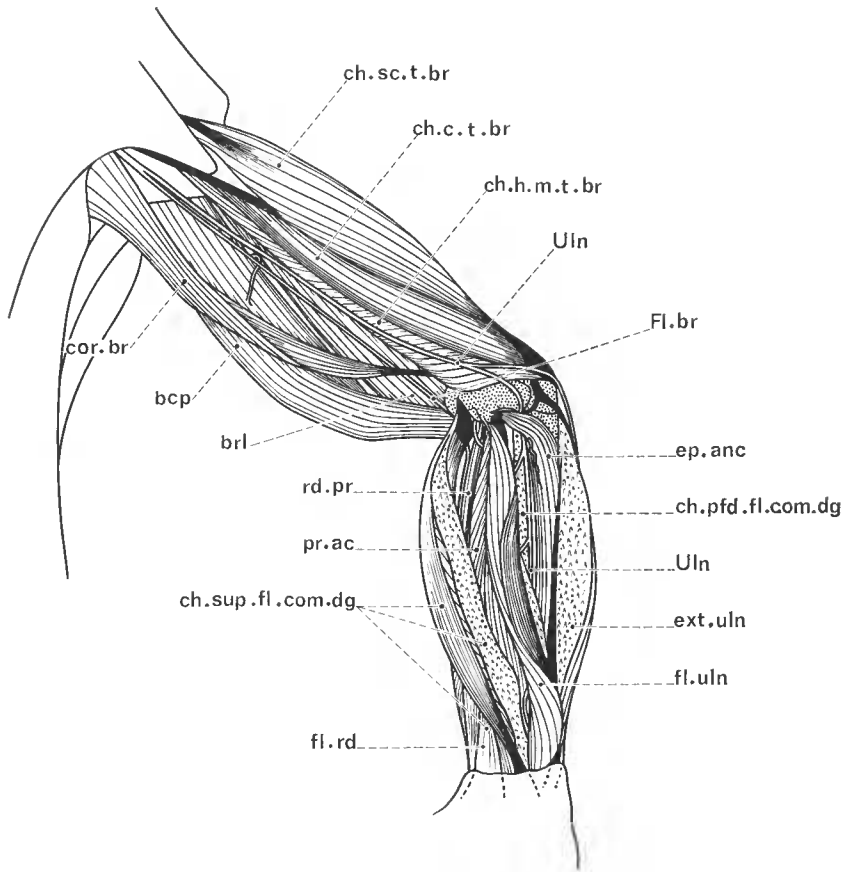


FIG. 2. — *Iguana iguana*. Trajet du nerf ulnaire, membre antérieur droit, fléchisseurs. (Type lacertide)

*bcp*, biceps brachial ; *brl*, brachial ; *ch.c.t.br*, chef coracoïdien du triceps brachial ; *ch.h.m.t.br*, chef huméral médian du triceps brachial ; *ch.pfd.fl.com.dg*, chef profond du fléchisseur commun des doigts ; *ch.sc.t.br*, chef scapulaire du triceps brachial ; *ch.sup.fl.com.dg*, chefs superficiels du fléchisseur commun des doigts ; *cor.br*, coraco-brachial ; *ep.anc*, épitrochléo-anconé ; *ext.uln*, extenseur ulnaire du carpe ; *Fl.br*, nerf fléchisseur brachial ; *fl.rd*, fléchisseur radial du carpe ; *fl.uln*, fléchisseur ulnaire du carpe ; *pr.ac*, pronateur accessoire ; *rd.pr*, rond pronateur ; *Uln*, nerf ulnaire.

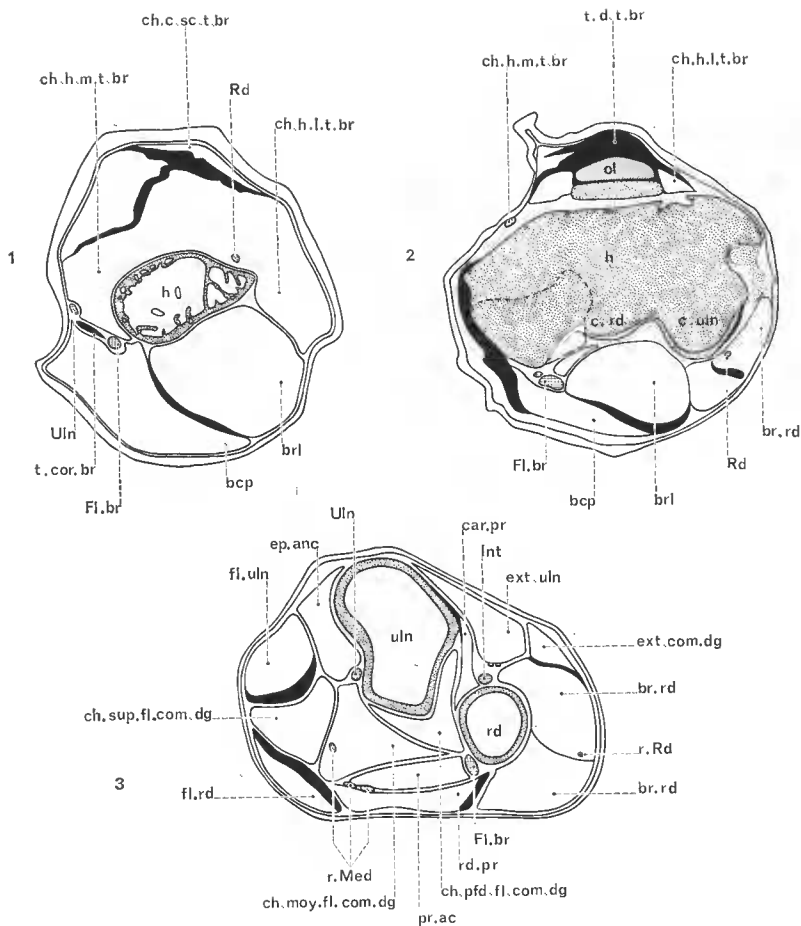


FIG. 3. — Coupes d'un membre antérieur droit d'*Iguana iguana* (type L) faites au tiers externe du bras (1), au niveau de l'articulation du coude (2) et au quart supérieur de l'avant-bras (3). Les dessins réalisés correspondent à la face de la coupe qui regarde la racine du membre.

*bcp*, biceps ; *brl*, brachial ; *br.rd*, brachio-radial ; *car.pr*, carré pronateur ; *ch.c.sc.t.br*, chefs coracoïdien et scapulaire du triceps brachial ; *ch.h.l.t.br*, chef huméral latéral du triceps brachial ; *ch.h.m.t.br*, chef huméral médian du triceps brachial ; *ch.moy.fl.com.dg*, chef moyen du fléchisseur commun des doigts ; *ch.pfd.fl.com.dg*, chef profond du fléchisseur commun des doigts ; *c.rd*, condyle radial ; *ch.sup.fl.com.dg*, chef superficiel du fléchisseur commun des doigts ; *c.uln*, condyle ulnaire ; *ep.anc*, épitrochléo-anconé ; *ext.com.dg*, extenseur commun des doigts ; *ext.uln*, extenseur ulnaire du carpe ; *Fl.br*, nerf fléchisseur brachial ; *fl.rd*, fléchisseur radial du carpe ; *fl.uln*, fléchisseur ulnaire du carpe ; *h*, humérus ; *Int*, nerf interosseux ; *ol*, olécrâne ; *pr.ac*, pronateur accessoire ; *Rd*, nerf radial ; *rd*, radius ; *rd.pr*, rond pronateur ; *r.Med*, rameau du nerf médian ; *r.Rd*, rameau du nerf radial ; *t.d.t.br*, tendon distal du triceps brachial ; *t.cor.br*, tendon d'origine du coraco-brachial ; *Uln*, nerf ulnaire ; *uln*, ulna (= cubitus).

ultérieur. Nous allons le montrer après avoir brièvement rappelé la situation, dans le membre, du fléchisseur brachial qui servira en quelque sorte d'axe de référence. Au sortir de l'épaule, il pénètre dans la fissure qui sépare le triceps du coraco-brachial, dans la région ventro-caudale du bras. Cheminant au fond de cet espace intermusculaire sur la première moitié du stylo-pode il prend ensuite une direction plus ventrale, croise, par-dessous, le coraco-brachial et atteint la faille qui le sépare du biceps. Il la suit un moment puis devient tout à fait ventral en s'engageant sous le dernier de ces muscles auquel il reste ensuite

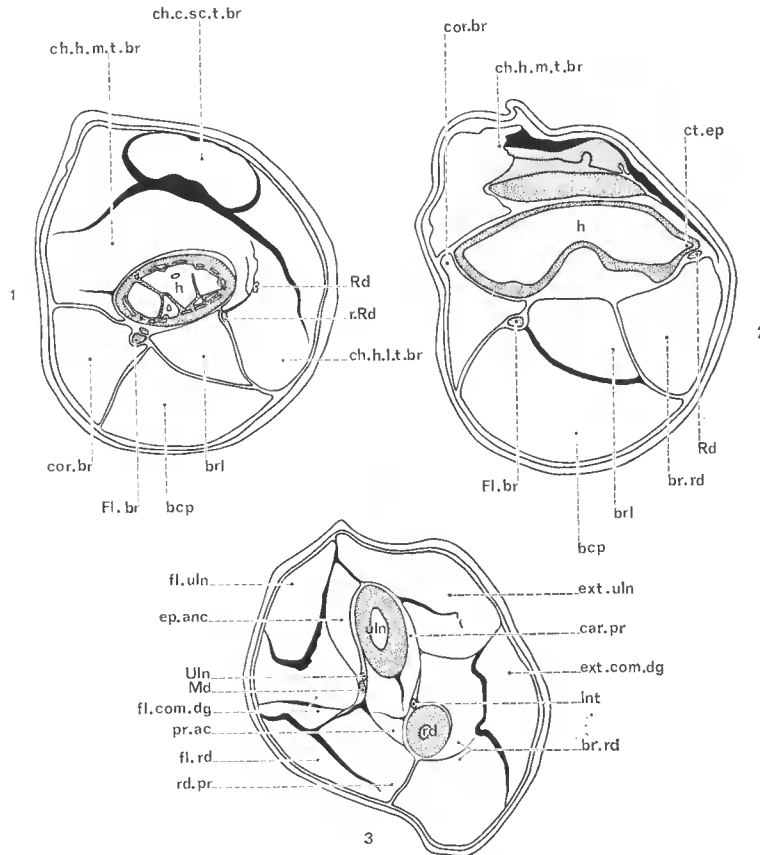


FIG. 4. — Coupes d'un membre antérieur droit de *Tupinambis nigropunctatus* (type V) faites au tiers externe du bras (1), au niveau de l'articulation du coude (2) et au quart supérieur de l'avant-bras (3). Les dessins réalisés correspondent à la face de la coupe qui regarde la racine du membre.

*bcp*, biceps ; *brl*, brachial ; *br.rd*, brachio-radial ; *car.pr*, carré pronateur ; *ch.c.sc.t.br*, chefs coracoïdien et scapulaire du triceps brachial ; *ch.h.l.t.br*, chef huméral latéral du triceps brachial ; *ch.h.m.t.br*, chef huméral médian du triceps brachial ; *cor.br*, coraco-brachial ; *ct.ep*, crête ectépicondylienne de l'humérus ; *ep.anc*, épitrochléo-aneoné ; *ext.com.dg*, extenseur commun des doigts ; *ext.uln*, extenseur ulnaire du carpe ; *Fl.br*, nerf fléchisseur brachial ; *fl.com.dg*, fléchisseur commun des doigts ; *fl.rd*, fléchisseur radial ; *fl.uln*, fléchisseur ulnaire du carpe ; *h*, humérus ; *Int*, nerf interosseux ; *Md*, nerf médian ; *pr.ac*, pronateur accessoire ; *Rd*, nerf radial ; *rd*, radius ; *rd.pr*, rond pronateur ; *r.Rd*, rameau du nerf radial ; *Uln*, nerf ulnaire ; *uln* (= eubitus).

constamment sous-jacent. Il ne le quitte qu'au pli du coude en sortant entre ses deux tendons distaux. En ce point, il se scinde en deux nerfs, médian et interosseux (auxquels vient s'ajouter quelquefois l'ulnaire). En aucune partie de son parcours, le fléchisseur brachial n'est superficiel.

L'ulnaire, qui s'en détache à des niveaux variables et qui, même, peut en être distinct dès le plexus, montre deux types de trajet. Dans l'un, il apparaît momentanément en surface, dans l'autre, il demeure toujours caché. On observe le premier lorsque le nerf s'individualise avant l'épiphysse humérale distale. Il monte alors des régions profondes où circule le tronc fléchisseur brachial et aborde toujours le coude superficiellement. Il le franchit près du bord postérieur en passant cranialement ou caudalement à l'entépicondyle. Ensuite, il plonge vers les muscles antibrachiaux les plus proches, épitrochléo-anconé et fléchisseur ulnaire, et disparaît généralement en amont du premier. Il les innerve successivement puis descend sous le second jusqu'au carpe, en longeant le cubitus. Le second type de trajet est lié au cas où l'ulnaire constitue l'une des terminales du tronc fléchisseur brachial. Il se différencie alors au niveau du pli du coude, c'est-à-dire après l'épiphysse humérale

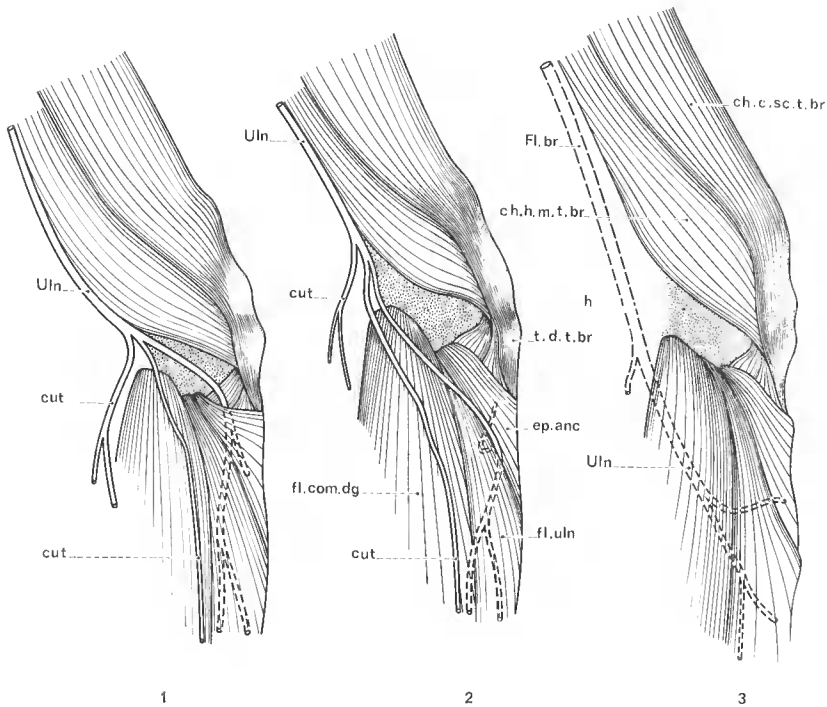


FIG. 5. — Types d'innervation rencontrés au membre antérieur des Lacertiliens : type lacertide ou L (1), variante du type lacertide ou L' (2) et type varanide (3). Ces types reposent sur le trajet du nerf ulnaire dans la région du coude.

*ch.c.sc.t.br*, chefs coracoïdien et scapulaire du triceps brachial ; *ch.h.m.t.br*, chef huméral médian du triceps brachial ; *cut*, nerf cutané ; *ep.anc*, épitrochléo-anconé ; *Fl.br*, nerf fléchisseur brachial ; *fl.com.dg*, fléchisseur commun des doigts ; *fl.uln*, fléchisseur ulnaire du carpe ; *h*, humérus ; *t.d.t.br* tendon distal du triceps brachii ; *uln*, nerf ulnaire.

distale. La portion du tronc fléchisseur brachial qui se situe en regard de cette épiphyse constitue donc une zone de non-émergence pour l'ulnaire. Celui-ci, au sortir de la fourche formée par le tendon distal du biceps, se dirige vers la partie postérieure de l'articulation et atteint aussitôt la face profonde des muscles antibrachiaux précédemment cités, qu'il innerve toujours. Ici, toutefois, il aborde le fléchisseur ulnaire avant l'épitrachléo-anconé. Il retrouve ensuite un parcours identique à celui décrit plus haut.

Les deux types de trajet ont été respectivement qualifiés de *Lacertide* et de *Varanide* par HAINES qui n'a pas signalé les variantes du premier. L'une d'elles nous paraît particulièrement intéressante (fig. 5) : elle permet à l'ulnaire de s'introduire dans la musculature antibrachiale, entre épitrachléo-anconé et fléchisseur ulnaire. En rapprochant le point de pénétration du nerf du second de ces muscles, premier abordé dans le type varanide, elle constitue, en quelque sorte, un intermédiaire morphologique entre les deux modes de trajet. Nous l'appellerons L' ; on ne la trouvera que chez quelques Geckonidés.

#### c) LE MÉDIAN

C'est un nerf uniquement fléchisseur, dont l'origine est invariable. Il constitue toujours, en effet, l'une des terminales du fléchisseur brachial qu'il quitte au pli du coude. Légèrement oblique de haut en bas et d'arrière en avant, ce nerf chemine dans l'avant-bras du côté radial. Il pénètre dans le zeugopode entre le rond pronateur et le pronateur accessoire qui appartiennent respectivement aux couches musculaires superficielle et moyenne du segment. Quelquefois il innerve le premier de ces muscles et toujours le second. Puis il s'introduit dans le fléchisseur commun des doigts qui forme la quasi totalité de la couche moyenne et qui est le muscle le plus volumineux de la loge ventrale. Il le commande totalement et circule jusqu'à la main entre ses faisceaux moyen et profond. Avant d'atteindre l'autopode, il envoie souvent un rameau à un faisceau plus profond, le carré pronateur.

Nous voyons donc que le médian joue un rôle considérable dans la loge ventrale par l'étendue du territoire qu'il contrôle. Nous avons dit qu'il se distribuait quelquefois au rond pronateur, en partie superficiel ; il innerve aussi sporadiquement un muscle voisin, le fléchisseur radial du carpe. Toutefois, ces deux unités musculaires sont le plus souvent prises en charge par un filet directement issu du tronc fléchisseur brachial, le radial marginal, lequel se destine par ailleurs à la peau.

#### d) L'INTEROSSEUX

C'est un nerf mixte qui se différencie toujours en même temps que le précédent et qui, comme lui, pénètre dans l'avant-bras entre le rond pronateur, superficiel, et le pronateur accessoire, plus profond. Après avoir cheminé un moment entre eux, il passe sur le bord caudal du pronateur accessoire pour atteindre, dans le plan musculaire sous-jacent, le carré pronateur, tendu entre le radius et l'ulna. Ce muscle ventral se trouve à la limite de la loge dorsale ou des extenseurs. Il reçoit son innervation tantôt de l'ulnaire, tantôt de l'interosseux qui le traverse toujours à la jonction des tiers supérieur et moyen du zeugopode pour atteindre la loge dorsale. Sitôt dans celle-ci, l'interosseux se divise en deux branches : l'une qui retransverse aussitôt le carré pronateur pour descendre vers l'autopode, l'autre qui se distribue à tous les muscles extenseurs du segment, brachio-radial excepté ;

celui-ci, en effet, est innervé partie par le radial, partie par un petit rambeau issu du fléchisseur brachial, le brachial accessoire.

En définitive, sur les quatre troncs qui se partagent pratiquement l'innervation de l'avant-bras : radial, ulnaire, médian et interosseux, seul le second est instable dans son origine et son trajet. Deux revêtent une particulière importance par l'étendue des territoires qu'ils contrôlent : l'interosseux dans la loge dorsale, le médian dans la loge opposée.

### Troncs desservant la musculature jambière

Ils sont au nombre de quatre : péronier, fibulaire externe<sup>1</sup>, médian et interosseux. Le premier peut quelquefois manquer et son territoire d'innervation est alors dévolu à l'interosseux. De plus, il ne connaît pas d'équivalent au membre thoracique. Signalons enfin que le crural, homotype du radial, n'atteint pas la jambe. A la différence de ce que nous observons au bras, tous les nerfs sont groupés au départ en un complexe dit sciatique, et l'ensemble chemine, comme le tronc fléchisseur brachial, sous la pièce squelettique du stylopode ; ces données sont depuis longtemps connues. Les nombreuses dissections que nous avons effectuées nous permettent de les compléter largement. On pourra suivre la description sur les figures 6, 7, 8 et 9.

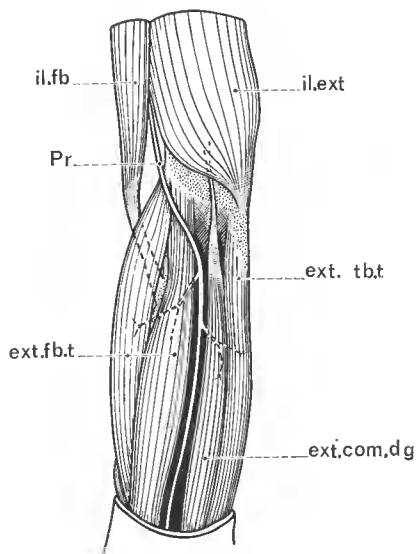


FIG. 6. — *Iguana*. Trajet du nerf péronier dans la loge dorsale de la jambe, côté droit ; l'extenseur commun des doigts et le faisceau antérieur de l'extenseur fibulaire du tarse ont été légèrement écartés l'un de l'autre pour découvrir le nerf.

*ext.com.dg*, extenseur commun des doigts ; *ext.fb.t*, extenseur fibulaire du tarse ; *ext.tb.t*, extenseur tibial du tarse ; *il.ext*, ilio-extenseur ; *il.fb*, ilio-fibulaire ; *Pr*, nerf péronier.

1. Le fibulaire interne, ou nerf plantaire latéral des Mammifères (cf. RIBBING), ne jouant aucun rôle dans la jambe ne sera pas considéré ici.



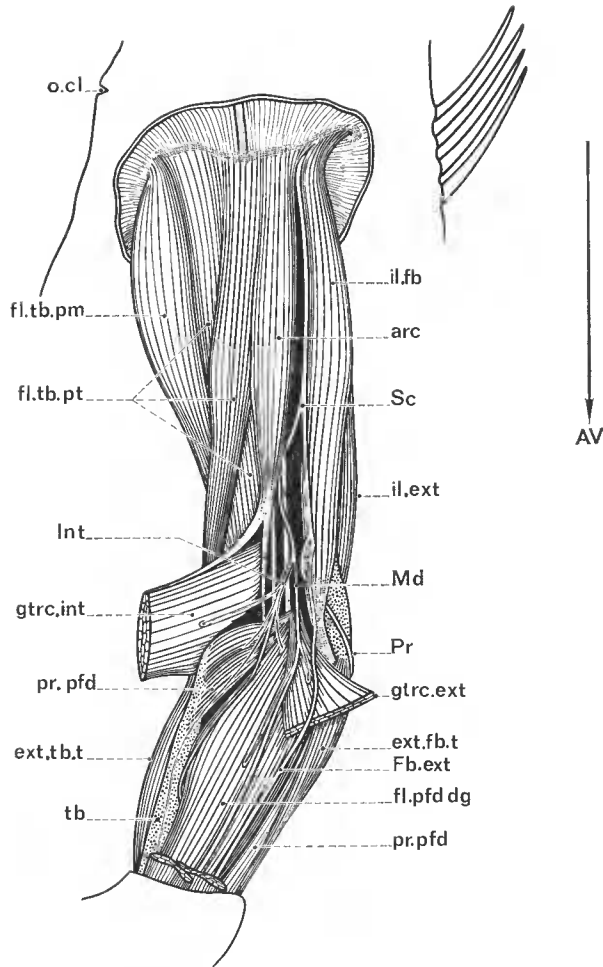


FIG. 7. — *Iguana*. Membre postérieur droit ramené vers l'avant pour montrer la région postérieure du genou ; nous avons écarté l'un de l'autre ilio-fibulaire et arcual et résséqué partiellement les deux chefs du gastrocnémien pour mettre en évidence le trajet du sciatique et de ses terminales principales.

*arc*, arcual ; *AV*, avant ; *ext.fb.t*, extenseur fibulaire du tarse ; *ext.tb.t*, extenseur tibial du tarse ; *Fb.ext*, nerf fibulaire externe ; *fl.pfd.dg*, fléchisseur profond des doigts ; *fl.tb.pt*, fléchisseur postérieur du tibia ; *fl.tb.pm*, fléchisseur primordial du tibia ; *gtrc.ext.,int*, gastrocnémien externe, interne ; *il.ext*, ilio-extenseur ; *il.fb*, ilio-fibulaire ; *Int*, nerf interosseux ; *Md*, nerf médian ; *o.cl*, orifice cloacal ; *Pr*, nerf péronier ; *pr.pfd*, pronateur profond ; *Sc*, nerf sciatique ; *tb*, tibia.

a) LE PÉRONIER (trone IV de la nomenclature de GADOW, 1881, sciatique poplitée externe des Mammifères, d'après RIBBING, 1938)

C'est un nerf extenseur, inconstant, qui montre lorsqu'il est présent un niveau de différenciation très variable, sans incidence toutefois sur son parcours ultérieur qui reste très stable. Il fait partie jusqu'au genou du complexe sciatique, bien qu'il soit parfois individualisé dès le plexus. C'est dire que les fibres qui le composent proviennent de la région postérieure du plexus lombo-sacré, sortent du bassin caudalement à l'ilion, croisent super-

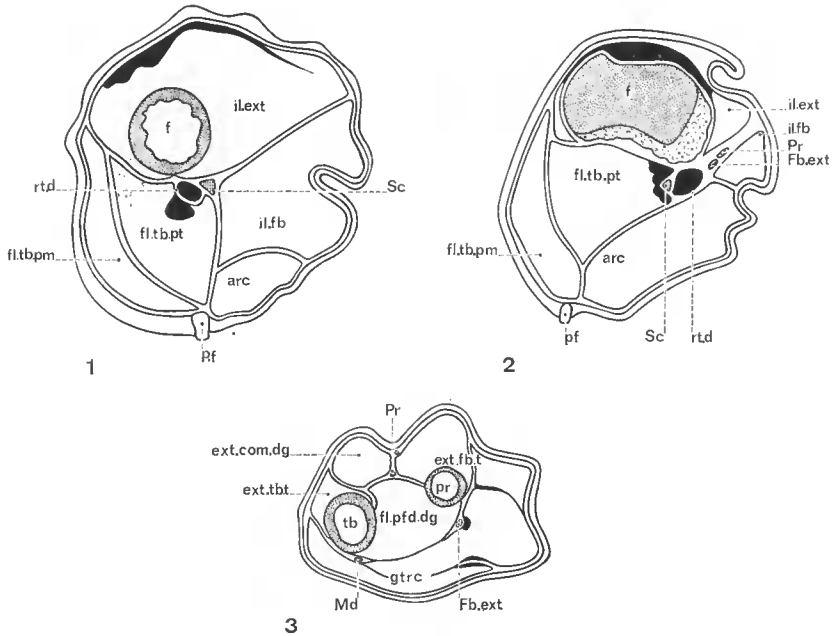


FIG. 8. — Coupes d'un membre postérieur gauche d'*Iguana* (type A), à mi-cuisse (1), à peu près au niveau du genou (2) et à mi-hauteur de la jambe (3). Les dessins sont faits en regardant vers la racine du membre.

*arc*, arcual; *ext.com.dg*, extenseur commun des doigts; *ext.fb.t*, extenseur fibulaire du tarse; *ext.tb.t*, extenseur tibial du tarse; *f*, fémur; *Fb.ext*, nerf fibulaire externe; *fl.pfd.dg*, fléchisseur profond des doigts; *fl.tb.pm*, fléchisseur primordial du tibia; *fl.tb.pt*, fléchisseur postérieur du tibia; *gtrc*, gastrocnémien; *il.fb*, ilio-fibulaire; *il.ext*, ilio-extenseur; *Md*, médian; *pf*, pore fémoral; *Pr*, nerf péronier; *pr*, péroné; *rtd*, rétracteur dorsal; *Sc*, nerf sciatique; *tb*, tibia.

ficiellement le puissant muscle rétracteur dorsal, dit encore caudo-fémoral, et se dirigent vers la jambe en empruntant la fissure limitée dorsalement par le fémur et caudalement par les muscles ilio-fibulaire et arcual. Ces derniers sont, dans cette région postérieure de la cuisse, les unités les plus dorsales de la loge des fléchisseurs. Pour certains auteurs, comme APPLETON (1928), le premier d'entre eux devrait même être considéré, par son innervation, comme un extenseur. Quoi qu'il en soit, il joue un rôle essentiel dans la divergence du nerf péronier vis-à-vis du reste du sciatique. C'est, en effet, de part et d'autre de son tendon

distal que passent les deux lots d'axones avant de quitter la cuisse. Le péronier emprunte la plus dorsale des voies et apparaît sur la face caudale du membre, à proximité du genou. Croisant l'articulation de haut en bas et obliquement d'arrière en avant, il atteint bientôt le sommet de la loge dorsale du zeugopode où il va pénétrer. Celle-ci comprend, du tibia au péroné, quatre muscles formant une seule couche : l'extenseur tibial du tarse, l'extenseur commun des doigts et les deux extenseurs fibulaires, antérieur et postérieur, du tarse. Le nerf péronier disparaît très précocement entre l'extenseur commun des doigts et l'extenseur fibulaire antérieur du tarse pour se diriger vers le pied. Avant d'y parvenir, il innerve généralement tous ces muscles. Quelquefois, cependant, il partage cette fonction, en proportion variable (fig. 10) avec une branche nerveuse venue, entre tibia et péroné, du nerf interosseux. Il peut ou non s'anastomoser avec elle. Quelquefois, enfin, cette dernière persiste seule et assure alors toute l'innervation de la loge. Ce cas, signalé par d'autres auteurs, correspond à notre type d'innervation B (JULLIEN, 1967) ; il s'oppose au type A (du même auteur) caractérisé par la présence exclusive du nerf péronier. Comme nous l'avons dit, ce nerf, issu du complexe sciatique, et qui aborde le zeugopode en passant caudalement à sa pièce squelettique post-axiale, ne présente évidemment aucun équivalent au membre antérieur. Nous discuterons plus longuement du problème qu'il pose dans la seconde partie de ce travail.

b) LE FIBULAIRE EXTERNE (tronc III de la nomenclature de GADOW ; *nerf sural* des Mammifères, d'après RIBBING)

Généralement il est exclusivement fléchisseur mais il peut, exceptionnellement, prendre en charge un muscle extenseur, comme nous le verrons. Comme le nerf précédent, il émerge du sciatique à des niveaux très variables et se trouve parfois individualisé dès le plexus. Toutefois il accompagne le tronc principal appelé parfois nerf tibial (APPLETON, 1928) ou plus fréquemment sciatique poplité interne jusqu'aux abords du genou. Dans la profondeur du stylopede les deux lots d'axones montrent une première divergence : ils passent de part et d'autre d'un long ruban tendineux qui, issu de la puissante lame aponévrotique fixant le rétracteur dorsal au fémur, va s'attacher sur l'épiphyse supérieure du tibia. Les deux nerfs sortent néanmoins de la cuisse par une même fissure mais pénètrent dans la jambe par deux voies différentes. Tandis que le tronc sciatique principal disparaît entre les deux chefs du muscle ventral le plus superficiel, le gastrocnémien, le nerf fibulaire contourne caudalement ce muscle pour se glisser ensuite sous lui. Il descend ainsi jusqu'au pied en longeant le péroné. Avant d'atteindre l'autopode il innerve quelquefois (cf. GADOW) le faisceau postérieur du gastrocnémien, sous lequel il chemine ; mais il peut se distribuer aussi au muscle extenseur le plus proche, l'extenseur fibulaire postérieur du tarse, comme chez *Agama atra* (observation personnelle). La plupart du temps, toutefois, il ne donne plus aucun rameau à la jambe et se destine exclusivement au pied.

Signalons que chez les Téliidés, et chez eux seulement, il ne contourne pas le chef postérieur du gastrocnémien mais le traverse pour retrouver ensuite son trajet habituel.

Ce nerf présente de grandes ressemblances avec l'ulnaire du membre antérieur :

— origine à partir du grand tronc, surtout fléchisseur, qui descend sous l'axe osseux du stylopede ;

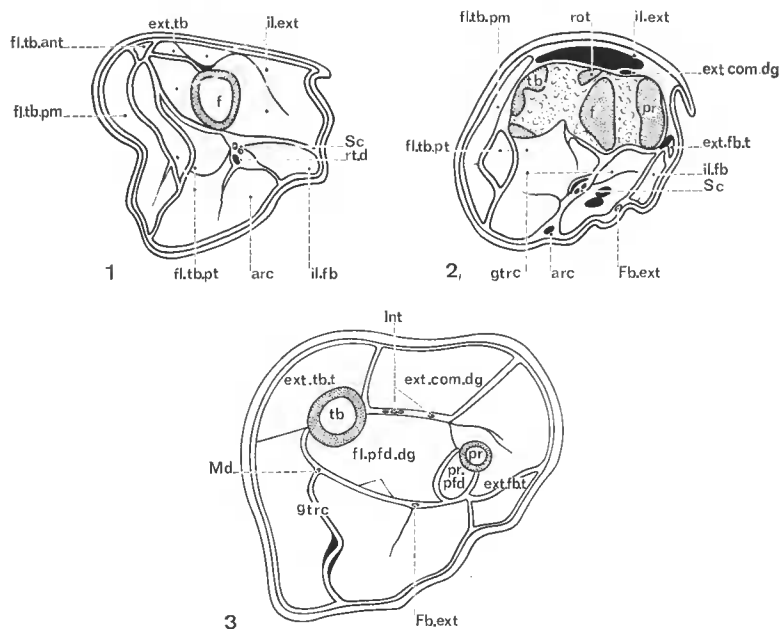


FIG. 9. — Coupes d'un membre postérieur gauche de *Tupinambis* (type B) à mi-cuisse (1), au niveau du genou (2) et à mi-hauteur de la jambe (3). Les dessins sont faits en regardant vers la racine du membre.

*arc*, arcual ; *ext.com.dg*, extenseur commun des doigts ; *ext.fb.t*, extenseur fibulaire du tarse ; *ext.tb*, extenseur du tibia ; *ext.tb.t*, extenseur tibial du tarse ; *f*, fémur ; *Fb.ext*, nerf fibulaire externe ; *fl.pfd.dg*, fléchisseur profond des doigts ; *fl.tb.ant*, fléchisseur antérieur du tibia ; *fl.tb.pm*, fléchisseur primordial du tibia ; *fl.tb.pt*, fléchisseur postérieur du tibia ; *gtrc*, gastrocnémien ; *li.ext*, ilio-extenseur ; *il.fb*, ilio-fibulaire ; *Int*, interosseux ; *Md*, médian ; *Pr*, nerf péronier ; *pr*, péroné ; *pr.pfd*, pronateur profond ; *rot*, rotule ; *rtd*, rétracteur dorsal ; *Sc*, nerf sciatique ; *tb*, tibia.

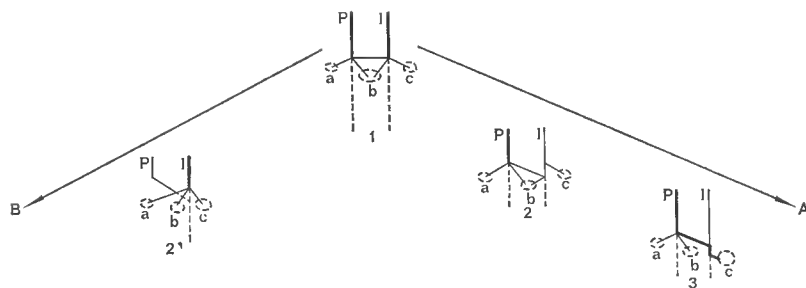


FIG. 10. — Dispositif nerveux initial et étapes de son évolution vers les types A et B chez les Gerrhosauridés 1, *Tracheloptichus madagascariensis* Peters ; 2, *Zonosaurus madagascariensis* Boettg. ; 2', *Gerrhosaurus nigrolineatus* Hallow ; 3, *Tetradactylus tetradactylus* (Lacep.).

*a*, extenseur tibial du tarse ; *b*, extenseur commun des doigts ; *c*, extenseur fibulaire du tarse ; *I*, nerf interosseux ; *P*, nerf péronier.

— zone d'émergence extrêmement étalée ;

— enfin situation très comparable vis-à-vis de la pièce squelettique post-axiale du zeugopode. Le fait que le fibulaire externe montre des variations de trajet moins fréquentes que l'ulnaire, et surtout moins importantes, ne doit pas voiler les traits importants qui les rapprochent. RIBBING les a homologués entre eux et sa nomenclature reflète largement ce fait. Notons toutefois que le fibulaire externe ne doit pas être confondu avec le péronier, bien que tous deux tirent leur nom d'une même pièce squelettique ; le péroné ou fibula. Il y a là une source possible d'équivoque, qui constitue le seul point contestable de la nomenclature de RIBBING.

c) LE MÉDIAN (tronc I de la nomenclature de GADOW ; nerf plantaire médian des Mammifères d'après RIBBING)

Exclusivement fléchisseur il forme généralement l'une des deux branches terminales du sciatique ventral, ou sciatique poplité interne, ou encore nerf tibial. Mais il peut émaner aussi directement du nerf interosseux, ce qui lui a fait donner quelquefois le nom de rameau médian. Il est toujours différencié, en tous cas, au moment de pénétrer dans la musculature jambière, entre les deux chefs du gastrocnémien. Ce muscle rappelons-le, constitue la couche superficielle de la loge ventrale du segment. Le nerf médian, qui se dirige vers l'autopode, chemine entre lui et les muscles de la couche moyenne : fléchisseur profond des orteils et fléchisseur du 5<sup>e</sup> orteil. Souvent il les innerve tous. Quelquefois, cependant, le chef caudal du gastrocnémien passe sous le contrôle du nerf fibulaire, comme nous l'avons dit plus haut ; enfin certains faisceaux du fléchisseur profond peuvent être pris en charge par l'interosseux.

Le médian présente de grandes ressemblances avec son homonyme du membre antérieur : tronc d'origine et niveau de différenciation comparable, situation générale dans le membre identique. Pour RIBBING, que nous suivons, ces nerfs sont homonymes. Notons, toutefois, que leurs territoires d'innervations diffèrent quelque peu. Si tous deux débordent de la couche musculaire moyenne qui, à l'origine, semble leur avoir été impartie, l'un, celui du membre thoracique, étend son influence à la couche profonde alors que l'autre au contraire accroît la sienne dans la direction opposée. Signalons enfin que le médian du membre postérieur est quelquefois partiellement chassé de la couche moyenne par un nerf concurrent, l'interosseux.

d) L'INTEROSSEUX (tronc II de la nomenclature de GADOW, interosseux de certains Mammifères — cf. RIBBING — comme *Dasytus*, *Erinaceus* et *Procyon* ; toutefois chez la plupart des animaux de cette classe il serait englobé dans le nerf tibial qui groupe les fibres du médian et du fibulaire interne)

C'est un nerf le plus souvent uniquement fléchisseur qui constitue l'une des deux branches terminales du sciatique. Il envoie parfois quelques rameaux aux muscles des couches superficielle et moyenne du zeugopode ventral, mais il est surtout destiné aux unités de la couche profonde. Plongeant très rapidement vers celle-ci, il l'atteint au niveau de son élément le plus proximal, le faisceau antérieur du pronateur profond. Lorsque le nerf péronier prend en charge la totalité de la loge dorsale du zeugopode, l'interosseux ne traverse

généralement pas ce muscle. Il l'innerve seulement et descend ensuite vers le pied. Lorsque le péronier, au contraire, fait défaut ou ne contrôle seulement qu'une partie des muscles qu'il dessert habituellement, l'interosseux perce alors le plan musculaire profond et pénètre dans la loge des extenseurs. Suivant le cas, il fournit à celle-ci tout ou partie de son innervation. Une portion de ses fibres descend toujours, ensuite, vers le pied.

Le nerf interosseux, comme le précédent, présente de grandes ressemblances avec son homonyme du membre antérieur, surtout lorsqu'il doit assurer l'innervation de la loge dorsale. Pour RIBBING ils sont homotypes et nous adoptons pleinement son point de vue. Toutefois, malgré de grandes ressemblances, des différences notables les séparent ; elles résultent probablement, comme nous le verrons, de l'évolution divergente des deux membres. En avant, en effet, le territoire d'innervation de l'interosseux dans la loge des extenseurs est rigoureusement stable, alors qu'à l'arrière il est non seulement instable, mais aussi inconstant : à l'avant-bras, un seul muscle, le brachio-radial, échappe toujours à son contrôle alors qu'à l'arrière, généralement, lorsqu'il intervient, la totalité de la loge lui est soumise.

Enfin, au membre antérieur, il ne se distribue que rarement aux unités de la couche profonde des fléchisseurs, alors que ce rôle lui revient toujours à la jambe.

En définitive, sur les quatre troncs qui se partagent généralement l'innervation de la jambe : médian, interosseux, fibulaire externe et péronier, seuls les deux premiers sont à peu près stables quant à leur origine. Tous ont une distribution plus ou moins variable ; le dernier, enfin, est inconstant.

Dans la loge ventrale, l'instabilité n'est pas plus importante que dans la portion homotype du membre antérieur. Dans les deux cas elle nous paraît procéder de la rivalité qui semble exister entre les différents nerfs qui interviennent dans ces territoires : ulnaire, médian et interosseux à l'avant, fibulaire externe, médian et interosseux à l'arrière. L'un d'eux, en effet, le médian, tend à déborder aux deux membres le territoire qui, à l'origine, semble lui avoir été imparti. Toutefois, cette tendance revêt de part et d'autre un aspect différent puisqu'elle s'exerce aux dépens de nerfs non homotypes : interosseux à l'avant-bras, fibulaire externe à la jambe.

Ici, en outre, le médian est quelquefois plus ou moins remplacé à son tour dans la couche moyenne par l'interosseux. L'étude de la loge ventrale montre donc nettement les divergences introduites par les processus évolutifs, dans des structures et sur des matériaux que l'on suppose avoir été, initialement, semblables. Néanmoins, quels que soient les écarts, les ressemblances restent encore nombreuses de part et d'autre. La situation est toute différente pour la loge dorsale. Remarquons d'abord que la grande instabilité de son innervation, à la jambe, contraste singulièrement avec sa fixité à l'avant-bras. Là, en effet, le partage entre radial et interosseux paraît immuable : au premier revient le contrôle d'une partie du brachio-radial, au second tout le reste de la musculature dorsale. A l'arrière par contre, tantôt le péronier l'emporte, tantôt l'interosseux, quelquefois, enfin, tous deux se partagent de façon variable le territoire à innover. Constatons ensuite que la recherche des homotypes est plus difficile que dans les loges ventrales. Le crural, qui correspond au radial, n'intervient pas dans le zeugopode. A-t-il quitté secondairement cette région pour se cantonner à la loge dorsale du stylopode, ou bien est-ce le radial qui, débordant son premier territoire au membre antérieur, a étendu son action au zeugopode ? L'étude des seuls

Lacertiliens ne permet pas de se prononcer. Enfin, rappelons que le nerf péronier ne connaît même pas d'équivalent au membre thoracique. La seule ressemblance qui apparaisse parfois entre les deux loges est liée à l'intervention occasionnelle de l'interosseux au membre postérieur. Encore la correspondance est-elle imparfaite, puisque manque toujours, à ce niveau, la participation du nerf dorsal du stylopede. Enfin, comment savoir si cette prise en charge des muscles dorsaux par l'interosseux est primitive ou secondaire ? Le caractère de la similitude relevée plus haut nous ferait plutôt incliner vers la première de ces hypothèses, mais nos documents sont insuffisants pour nous fournir une certitude. Visiblement le cadre offert par les Lacertiliens pour la résolution des problèmes que pose l'innervation des loges dorsales s'avère trop étroit. Il nous faut l'élargir à l'échelle des Tétrapodes pour tenter de les éclairer mieux. C'est ce que nous allons essayer de faire dans la seconde et dernière partie de ce travail.

Précisons, avant de l'aborder, que nombre de variations signalées dans ce texte ont une réelle importance systématique, en particulier celles que constituent les types Lacertide (L) et Varanide (V) au membre antérieur, A et B, au membre pelvien. On peut le constater dans la liste du matériel figurée ci-dessous. Toutefois, les observations et conclusions bien trop amples auxquelles l'étude de leur répartition conduirait, ne pourraient être exposées dans ce travail qui se veut surtout anatomique. Elles seront reprises et développées dans une note ultérieure à vocation essentiellement systématique.

### III. — LISTE DES ESPÈCES ÉTUDIÉES

#### Lacertiliens

Dans cette liste, la première colonne groupe les noms d'espèces par famille ; la seconde correspond à la répartition géographique des genres ; la troisième, au mode d'innervation. Les flèches qui accompagnent quelquefois les types A ou B indiquent leur inachèvement. La flèche double qui parfois les relie indique que le choix vers l'un ou l'autre n'est pas encore sensible. Rappelons que L' symbolise la variante du trajet Lacertide dont nous avons parlé au début de ce travail. On ne la trouvera que chez les Geckonidés.

#### 1. IGUANIDÉS

<i>Amblyrhynchus cristatus</i> Bell	Galapagos	LA
<i>Anolis auratus</i> (Daud.)	Amérique intertropicale, Antilles	LB
<i>Anolis equestris</i> Merr.	Sud-est de l'Amérique du Nord	LB
<i>Anolis princeps</i> Blgr.		LB
<i>Basiliscus vittatus</i> Wieg.	Amérique intertropicale	LB
<i>Brachylophus fasciatus</i> (Brong.)	Fidji, Tonga	LA
<i>Callisaurus draconoides</i> Blainv.	Sud-est de l'Amérique du Nord	LA
<i>Chalarodon madagascariensis</i> Peters	Madagascar	VB
<i>Chamaeleolis chamaeleonides</i> (D. et B.)	Cuba	LB

<i>Conolophus suberistatus</i> Gray	Galapagos	LA
<i>Corytophanes hernandezi</i> Wieg.	Amérique intertropicale	LB
<i>Crotaphytus collaris collaris</i> Holbr.	Amérique du Nord	LB
<i>Ctenosaura acanthura</i> Shaw	Amérique centrale	LA
<i>Cupriganus achalensis</i> Gallardo	Amérique du Sud	LB
<i>Cyclura carinata</i> Harlan	Antilles, Amérique centrale	LA
<i>Diplolaemus bibroni</i> Bell	Patagonie	LB
<i>Dipsosaurus dorsalis</i> Baird et Girard	Sud-ouest de l'Amérique du Nord	LA
<i>Enyalioides laticeps festae</i> Paracca	Amérique du Sud	LB
<i>Enyaliosaurus quinquecarinatus</i> (Gray)	Amérique centrale	LA
<i>Enyalus bibroni</i> Blgr.	Amérique du Sud	LB
<i>Holbrookia texana</i> (Troschel)	Amérique du Nord	LA
<i>Iguana iguana</i> (Linné)	Amérique intertropicale	LA
<i>Laemactus longipes</i> Wieg.	Amérique centrale	LB
<i>Leiocephalus carinatus</i> Gray	Bahamas, Amérique du Sud, Antilles	LA
<i>Liolaemus kingi</i> (Bell)	Amérique au sud de l'équateur	LB
<i>Liolaemus nigromaculatus</i> (Wieg.)		LB
<i>Liolaemus nitidus</i> Gravenh.		LB
<i>Liosaurus belli</i> D. et B.	Amérique du Sud	LB
<i>Morunasaurus annularis</i> (O'Shang)	Amérique du Sud	LB
<i>Oplurus sebae</i> D. et B.	Madagascar	VB
<i>Phenacosaurus heterodermus</i> (A. Dum.)	Colombie	LB
<i>Phymaturus palluma</i> (Molina)	Chili	LB←—
<i>Phrynosoma cornutum</i> Gray	Amérique du Nord	LA
<i>Plica plica</i> (Linné)	Amérique du Sud	LA
<i>Polychrus marmoratus</i> Merr.	Amérique intertropicale	LB
<i>Proctotretus pectinatus</i> (D. et B.)	Amérique du Sud	LA
<i>Sauromalus ater</i> A. Dum.	Amérique du Nord	LA
<i>Sceloporus undulatus</i> Fitzing.	Amérique du Nord et centrale	LB
<i>Stenocercus roseiventris</i> d'Orb.	Ouest de l'Amérique du Sud	LA
<i>Stenocercus humeralis</i> Günth.		LA
<i>Strobilurus torquatus</i> (Wieg.)	Amérique du Sud	LA
<i>Tropidurus albemarlensis</i> Baur.	Galapagos, ouest de l'Amérique du Sud	LA
<i>Tropidurus delanonis</i> Baur.		LA
<i>Tropidurus peruvianus</i> Lesson		LA
<i>Tropidurus torquatus hispidus</i> (Spix)		LA
<i>Uma scoparia</i> Cope	Amérique du Nord	LA
<i>Uracentron azureum</i> Kaup.	Amérique du Sud	LA
<i>Uraniscodon superciliosa</i> (Linné)	Amérique du Sud	LB
<i>Urosaurus graciosus</i> Hallow	Amérique du Nord, Mexique	LB←—
<i>Urostrophus vautieri</i> D. et B.	Amérique du Sud	LB
<i>Uta elegans</i> Yarrow	Amérique du Nord, Mexique	LA←—
<i>Uta thalassina</i> Cope		LA←—

## 2. AGAMIDÉS (tous LB)

<i>Acanthosaura armata</i> (Hardwick et Gray)	Asie du sud-est, Thaïlande	LB
<i>Acanthosaura crucigera</i> Blgr.		LB
<i>Agama atra</i> Daud.	Europe, Asie, Afrique	LB←—
<i>Agama bibronii</i> A. Dum.		LB←—
<i>Agama stellio</i> (Linné)		LB←—
<i>Amphibolurus barbatus</i> Wieg.	Australie	LB←—
<i>Aphaniotis fusca</i> Peters	Asie du sud-est	LB



<i>Ceratophora stoddartii</i> Gray	Région indienne	LB
<i>Calotes marmoratus</i> (Peters)	Région indienne, Indonésie	LB
<i>Charasia blanfordiana</i> (Blanf.)	Région indienne	LB
<i>Chlamydosaurus kingii</i> Gray	Nouvelle Guinée, Australie	LB
<i>Cophotis ceylanica</i> Peters	Région indienne, Indonésie	LB
<i>Diporiphora australis</i> (Steind.)	Australie	LB
<i>Draco maculatus</i> Cantar	Asie, Indonésic	LB←—
<i>Draco volans</i> Linné		LB←—
<i>Harpesaurus beccarii</i> Doria	Asie, Indonésie	LB
<i>Japalura polygonata</i> (Hallow)	Asie	LB
<i>Liopelis bellii</i> Cantar	Asie	LB
<i>Lophura amboinensis</i> (Schlosser)	Asie, Indonésie	LB
<i>Lyriocephalus scutatus</i> Wagl.	Région indienne	LB
<i>Moloch horridus</i> Gray	Australie, Tasmanie	LB
<i>Otocryptis bivittata</i> Wieg.	Asie	LB
<i>Paracalotes poilani</i> Bourret	Asie	LB←—
<i>Phrynocephalus helioscopus</i> Wagl.	Eurasie	LB
<i>Phrynocephalus mystaceus</i> (Pallas)		LB
<i>Physignathus cochinchinensis</i> Günth.	Asie, Australie	LB
<i>Salea anamallayana</i> Beddome	Région indienne	LB
<i>Tympanocryptis cephalus</i> Günther	Australie	LB
<i>Sitana ponticeriana</i> Cuvier	Région indienne	LB
<i>Uromastix acanthinurus</i> Bcll	Afrique, Asie	LB
<i>Uromastix hardwickii</i> Gray		LB

## 3. CHAMÉLÉONIDÉS (VB)

<i>Chamaeleon lateralis</i> Gray	Madagascar, Afrique, Eurasie	VB
<i>Chamaeleon pardalis</i> Cuvier		VB
<i>Chamaeleon parsonii</i> Cuvier		VB
<i>Chamaeleon verrucosus</i> Cuvier		VB
<i>Chamaeleon chamaeleon</i> (Linné)		VB
<i>Leandria perarmata</i> Angel	Madagascar	VB
<i>Brookesia spectrum</i> (Buchholz)	Afrique	VB

## 4. GECKONIDÉS (LA)

<i>Aeluronyx seychellensis</i> (D. et B.)	Région malgache	LA
<i>Agamura persica</i> (A. Dum.)	Asie	LA
<i>Alsophylax tuberculatus</i> (Blanf.)	Asie	LA
<i>Alsophylax pipiens</i> (Pallas)		LA
<i>Ancylodactylus spinicollis</i> Müller	Afrique	LA
<i>Aristelliger praesignis</i> Cope	Amérique centrale et Antilles	LA
<i>Ceramodactylus doriae</i> Blanf.	Asie	LA
<i>Cnemaspis africana</i> Werner	Afrique tropicale, Asie du sud-est	L'A
<i>Cosymbotus craspedotus</i> (Mocq.)	Asie du sud-est, Archipel indo-australien	LA
<i>Blaesodactylus boivini</i> A. Dum.	Archipel malgache	LA
<i>Dactylichikion braconnieri</i> Thom.	Afrique	LA
<i>Diplodactylus vittatus</i> Gray	Australie	L'A
<i>Ebenavia inunguis</i> Boettg.	Madagascar	LA
<i>Gecko verticillatus</i> Linné	Asie, Indonésie, région néoguinéenne	LA
<i>Geckolepis maculata</i> Peters	Madagascar	LA

<i>Geckonia chazaliae</i> Mocq.	Nord-ouest de l'Afrique	LA
<i>Gehyra vorax</i> Girard	Indonésie, Australie, océans Indien et Pacifique, côtes ouest du Mexique	LA
<i>Gonatodes albogularis fuscus</i> A. Dum.	Toutes les régions chaudes du monde	LA
<i>Gymnodactylus arnauzii</i> A. Dum.		LA
<i>Hemidactylus bowringii</i> (Blyth.)	Eurasie, Amérique, Polynésie	LA
<i>Hemidactylus frenatus</i> D. et B.		LA
<i>Hemidactylus platyurus</i> Wieg.		LA
<i>Holodactylus africanus</i> Boettg.	Est et nord-est de l'Afrique	LA
<i>Homonoia darwini</i> (Bell)	Afrique	LA
<i>Homopholis fasciata</i> (Blgr.)	Afrique	L'A
<i>Hoplodactylus pacificus</i> Gray	Asie, Pacifique	LA
<i>Lepidactylus lugubris</i> Fitzing.	Australie, Indonésie et Polynésie	LA
<i>Lepidactylus cyclurus</i> Blgr.		L'A
<i>Lygodactylus grandisonae</i> Pasteur	Afrique tropicale, Madagascar	LA
<i>Nautilinus elegans</i> Gray	Nouvelle Zélande	LA
<i>Oedura ocellata</i> Blgr.	Australie	LA
<i>Pachydactylus bibronii</i> Smith.	Afrique	LA
<i>Phelsuma cepedianum</i> Gray	Région malgache	LA
<i>Phelsuma madagascariense</i> (D. et B.)	Madagascar	LA
<i>Phyllodactylus bastardi</i> Mocq.	Amérique, Australie, Afrique, Europe	LA
<i>Ptenopus garullus</i> (Smith)	Afrique	LA
<i>Ptychozoon homalocephalum</i> Kuhl	Indonésie	LA
<i>Ptyodactylus lobatus</i> Gray	Afrique, Asie	LA
<i>Pristurus insignis</i> Blanf.	Afrique, Asie	LA
<i>Quedenfeldtia trachyblepharus</i> (Boettg.)	Nord-ouest de l'Afrique	LA
<i>Rhacodactylus leachianus</i> Bocage	Nouvelle Calédonie	LA
<i>Saurodactylus mauritanicus</i> (D. et B.)	Nord-ouest de l'Afrique	LA
<i>Sphaerodactylus copei</i> Steind.	Amérique et Antilles	LA
<i>Stenodactylus stenodactylus</i> (Licht.)	Afrique, Asie	LA
<i>Stenodactylus guttatus</i> Cuvier		LA
<i>Stenodactylus tripolitanus</i> (Peters)		LA
<i>Tarentola senegalensis</i> (Steind.)	Afrique, Europe, Amérique, Antilles	LA
<i>Teratolepis fasciata</i> Günth.	Asie	LA
<i>Teratoscincus scincus</i> (Schleg.)	Asie	LA
<i>Thecadactylus rapicaudus</i> (Houtt.)	Amérique, région néoguinéenne	LA
<i>Tropicolotes helenae</i> Nikolski	Afrique du Nord, Asie du sud-ouest	LA

## 5. EUBLEPHARIDÉS

<i>Coleonyx elegans</i> Gray	Amérique	LB←→A
<i>Eublepharis macularius</i> Theob.	Asie, Amérique	LA
<i>Psilodactylus caudicinctus</i> A. Dum.	Afrique	LA

## 6. UROPLATIDÉS

<i>Uroplates fimbriatus</i> (Schneid.)	Région malgache	LA
--	-----------------	----

## 7. PYGOPODIDÉS

<i>Pygopus lepidopus</i> Merr.	Région australo-néoguinéenne	A
--------------------------------	------------------------------	---

## 8. XANTUSIIDÉS

<i>Lepidophyma flavomaculatum</i> A. Dum.	Amérique	LA
<i>Xantusia vigilis</i> Baird	Amérique	LA
<i>Xantusia riversiana</i> Cope		LA

## 9. SCINCIDÉS (LA)

<i>Ablepharus boutonii</i> Strauch.	Eurasie, Afrique, Australie	LA
<i>Chalcides ocellatus</i> (Forsk.)	Eurasie, Afrique	LA
<i>Chalcides chalcides</i> (Linné)		LA
<i>Egernia cunninghami</i> Gray	Australie	LA
<i>Eumeces algeriensis</i> (D. et B.)	Amérique, Asie, Afrique	LA
<i>Lygosoma telfairi</i> (Desjard.)	Amérique, Afrique	LA
<i>Mabuia maculilabris</i> (Müller)	Afrique, Madagascar, Asie, Amérique, Antilles	LA
<i>Macroscincus coctaei</i> Bocage	Iles du Cap Vert	LA
<i>Mochlus fernandi</i> (Burton)	Australie, Indonésie, Asie	LA
<i>Ophiomorus breviceps</i> (Blanf.)	Eurasie, Afrique	LA
<i>Scelotes astrolabi</i> (D. et B.)	Afrique, Madagascar	LA
<i>Scincus fasciatus</i> Peters	Afrique, Asie	LA←—
<i>Scincus officinalis</i> Laur.		LA
<i>Tiliqua scincoides</i> Fitzing.	Asie, Malaisie, Australie	LA
<i>Trachydosaurus rugosus</i> Gray	Australie	LA
<i>Tropidophorus bermorrii</i> Theob.	Asie, Indonésie	LA

## 10. GERRHOSAURIDÉS

<i>Gerrhosaurus nigrolineatus</i> Hallow	Afrique intertropicale et australe	LB←—
<i>Tetradactylus seps</i> (Linné)	Afrique australe	LA
<i>Tetradactylus tetradactylus</i> (Lacep.)		LA
<i>Tetradactylus tetradactylus lacepedii</i> (D. et B.)		LA←—
<i>Tracheloptychus madagascariensis</i> Peters	Madagascar	LA←—B
<i>Zonosaurus madagascariensis</i> Boettg.	Madagascar	LA←—

## 11. CORDYLIDÉS

<i>Chamaesaura anguina</i> Schneid.	Afrique du Sud	L (?)
<i>Cordylus cataphractus</i> Boie	Afrique, région malgache	LA
<i>Cordylus giganteus</i> Smith		LA
<i>Platysaurus guttatus</i> Smith	Afrique du Sud	LB
<i>Pseudocordylus microlepidotus</i> (Cuvier)	Afrique du Sud	LA

## 12. LACERTIDÉS

<i>Acanthodactylus vulgaris</i> (D. et B.)	Péninsule ibérique, Afrique au nord de l'équateur, Asie du sud-est	VA
<i>Algiroides alleni</i> Barb.	Europe méridionale, Afrique tropicale	LA
<i>Eremias guttulata</i> D. et B.	Afrique du centre, de l'est et du sud-ouest, Asie centrale et ouest, sud-est de l'Europe	VA

<i>Holaspis guentheri</i> Gray	Afrique tropicale	VA
<i>Ichnotropis squamulosa</i> Peters	Afrique tropicale et australe	VA
<i>Lacerta muralis</i> Licht.	Europe, Afrique du Nord et tropicale, Asie du nord-ouest	LA
<i>Lacerta lepida</i> Daud.		LA
<i>Lacerta viridis</i> D. et B.		LA
<i>Latastia spinalis</i> Peters	Afrique tropicale et du nord-est, Ara- bie, Asie du sud-ouest	VA
<i>Latastia longicaudata</i> (Reuss)		VA
<i>Nucras delalandii</i> (M. Edw.)	Afrique tropicale et australe	VA
<i>Ophisops elegans</i> Ménétr.	Afrique du Nord, Asie du sud-ouest, Europe du sud-est	VA
<i>Poromera fordii</i> Hallow	Afrique de l'ouest	VA
<i>Psammotromus algirus</i> (Linné)	Afrique du Nord, Europe du sud-ouest	LA
<i>Scapteira knoxii</i> (M. Edw.)	Asie centrale, Afrique du Sud	VA
<i>Takydromus tachydromoides</i> (Schelg.)	Asie, Archipel indien	LA
<i>Tropidosaura montana</i> D. et B.	Afrique du Sud	VA

## 13. TÉIIDÉS (VB)

<i>Aloploglossus carinicaudatus</i> Cope	Équateur, Pérou	VB
<i>Ameiva chrysolema</i> Cope	Amérique tropicale	VB
<i>Ameiva surinamensis</i> Cope		VB
<i>Arthrosaura kockii</i> (V. Lidth de Jeude)	Équateur	VB
<i>Bachia intermedia</i> Gray	Amérique du Sud	VB
<i>Callopiestes maculatus</i> Gravenh.	Est des Andes, Pérou	VB
<i>Cnemidophorus gullaris</i> Baird et Girard	Amérique intertropicale et australe	VB
<i>Crocodilurus lacertinus</i> Daud.	Guyanes, Brésil	VB
<i>Dicrodon guttulatam</i> D. et B.	Pérou	VB
<i>Echinosaura horrida</i> Blgr.	Amérique du Sud	VB
<i>Ecpleopus affinis</i> Peters	Amérique du Sud	VB
<i>Euspondylus brevifrontalis</i> Blgr.	Nord de l'Amérique du Sud	VB
<i>Heterodactylus imbricatus</i> Spix	Brésil	VB
<i>Iphisa elegans</i> Gray	Brésil, Guyanes	VB
<i>Neusticurus bicarinatus</i> D. et B.	Amérique du Sud	VB
<i>Pantodactylus schreidersii</i> (Wieg.)	Sud-est de l'Amérique du Sud	VB
<i>Pholidobolus montium</i> (Peters)	Équateur	VB
<i>Placosoma cordylinum</i> (Scudi)	Brésil	VB
<i>Prionodactylus oshanghnessi</i> (O'Shaughn)	Amérique du Sud	VB
<i>Proctoporus striatus</i> Peters	Équateur, Pérou	VB
<i>Teius teyou</i> Fitzing.	Sud-est de l'Amérique du Sud	VB
<i>Tretioscincus bifasciatus</i> Cope	Colombie, Amérique centrale	VB
<i>Tretioscincus laevicaudatus</i> Cope		VB
<i>Tupinambis nigropunctatus</i> Spix		VB
<i>Tupinambis teguixin</i> (Linné)	Amérique du Sud	VB

## 14. ANGUIDÉS

<i>Diploglossus fasciatus</i> Wieg.	Amérique intertropicale	LA
<i>Gerrhonotus coeruleus</i> Wieg.	Ouest et sud de l'Amérique du Nord, Amérique centrale	LA
<i>Gerrhonotus fimbriatus</i> (Cope)		LA

## 15. XÉNOSAURIDÉS

<i>Xenosaurus grandis</i> Cope	Amérique centrale	LA
--------------------------------	-------------------	----

## 16. HÉLODERMATIDÉS

<i>Heloderma horridum</i> Wieg.	Mexique	LB
<i>Heloderma suspectum</i> Baird		LB

## 17. VARANIDÉS

<i>Varanus bengalensis</i> D. et B.	Inde, Afrique, Asie	VA
<i>Varanus griseus</i> (Daud.)		VA
<i>Varanus niloticus</i> D. et B.		VA
<i>Varanus exanthematicus</i> Merr.		VA

## 18. LANTHANOTIDÉS

<i>Lanthanotus borneensis</i> Steind.	Bornéo	VA
---------------------------------------	--------	----

## Autres Tétrapodes disséqués pour comparaison

Urodèles	{	<i>Axolotl</i> sp.
Anoures		<i>Salamandra salamandra</i> (Linné)
Rhynchocéphales		<i>Leptodactylus pentadactylus</i> (Laur.)
Crocodyliens		<i>Sphenodon punctatus</i> (Gray)
Chéloniens		<i>Crocodylus niloticus</i> Laurenti
		<i>Terrapene</i> sp.

IV. — EXAMEN DES PROBLÈMES POSÉS PAR L'INNERVATION  
DE LA LOGE DORSALE DU ZEUGOPODE DES LACERTILIENS  
DANS LE CADRE PLUS GÉNÉRAL DES TÉTRAPODES

## Documents fournis par les Tétrapodes autres que les Lacertiliens

Ils sont surtout bibliographiques ; toutefois, pour compléter notre information, nous avons entrepris quelques dissections dont on trouvera mention dans la liste du matériel étudié.

Pour tenter d'éclairer les problèmes qui se posent, nous nous placerons dans une perspective évolutive. Nous commencerons donc notre investigation par l'étude des animaux

qui sont susceptibles de nous fournir l'image la plus approchée possible du Tétrapode primitif. On les rencontre, actuellement, chez les Urodèles, groupe dont la situation phylogénique est controversée mais qui offre l'avantage de posséder, à côté de genres qui ont conquis le milieu terrestre, des formes encore aquatiques. L'une d'elles va retenir tout particulièrement notre attention, l'Axolotl, larve néoténique de l'Amblystome.

Cet animal qui a fait l'objet de nombreuses recherches a été bien étudié par RIBBING (1938) qui le décrit sous le nom de Siredon. Cet auteur a pu faire à son sujet, deux constatations importantes :

- en position de repos, les membres antérieur et postérieur sont, à peu de choses près, transversaux ;
- cette orientation pratiquement identique des deux membres va de pair avec une arborisation à peu près semblable des nerfs métazonaux.

Ces caractères, très évocateurs des communautés d'orientation et de structure auxquelles devaient être assujettis les membres antérieur et pelvien des premiers Tétrapodes avant la sortie des eaux, c'est-à-dire avant que les impératifs de la locomotion quadrupède ne les aient entraînés dans des évolutions divergentes, font de l'Amblystome un animal intéressant. Par son archaïsme il nous fournit en effet un point de départ précieux pour l'étude de tous les animaux de sa classe. Nous emprunterons à RIBBING l'essentiel des descriptions concernant l'innervation de la loge dorsale, la seule qui nous intéressera ici.

Pour cet auteur, elle recevrait deux nerfs à l'avant, trois à l'arrière. Au membre thoracique, le nerf dorsal du stylo-pode, le radial, passerait dans le zeugopode et prendrait en charge le muscle le plus cranial de la loge dorsale, le brachio-radial ; les autres se trouveraient sous le contrôle d'un nerf d'origine ventrale, l'interosseux. En fait, nous aurions ici une disposition presque identique à celle de l'avant-bras des Lacertiliens. A la jambe, par contre, il en irait autrement. D'une part, péronier et interosseux qui, chez ces derniers, innervent généralement alternativement cette loge, interviendraient ici toujours conjointement ; d'autre part, un troisième élément, nouveau pour la loge, participerait constamment à l'innervation : le crural, homologue du radial. Comme lui, il contrôlerait le muscle extenseur le plus cranial du zeugopode, l'extenseur tibial du tarse. Ici, toutefois, il se joindrait ensuite à l'interosseux, et au péronier, pour se distribuer avec eux à d'autres muscles dorsaux.

Cette description, très différente de celle vue à propos des Lacertiliens, fait ressortir, en contrepartie, de grandes ressemblances entre les loges dorsales des zeugopodes de l'Amblystome :

- intervention, dans les deux cas, du nerf dorsal du stylo-pode, radial ou crural, qui prend en charge le muscle le plus cranial de la loge ;
- présence, à l'avant comme à l'arrière, d'un nerf interosseux.

Deux différences persisteraient :

- à l'arrière la présence d'un nerf péronier toujours sans équivalent antibrachial ;
- au membre antérieur, l'absence de liaison entre le nerf dorsal du stylo-pode et l'interosseux.

Nous avons repris la dissection de l'Axolotl. Nos observations confirment toutes celles de RIBBING, sauf sur un point que nous jugeons important : il existe, à l'avant, une liaison ténue mais permanente entre le radial et l'interosseux. Ce trait, qui augmente les ressemblances existantes entre les deux membres (fig. 11), réduit donc les différences à la seule présence d'un nerf péronier, sans équivalent au membre thoracique<sup>1</sup>. Grâce à l'Axolotl, nous voyons ainsi que primitivement nerf dorsal du stylopoде et interosseux interviennent tous deux dans la loge dorsale des deux zeugopodes et selon des modalités qui sont les mêmes

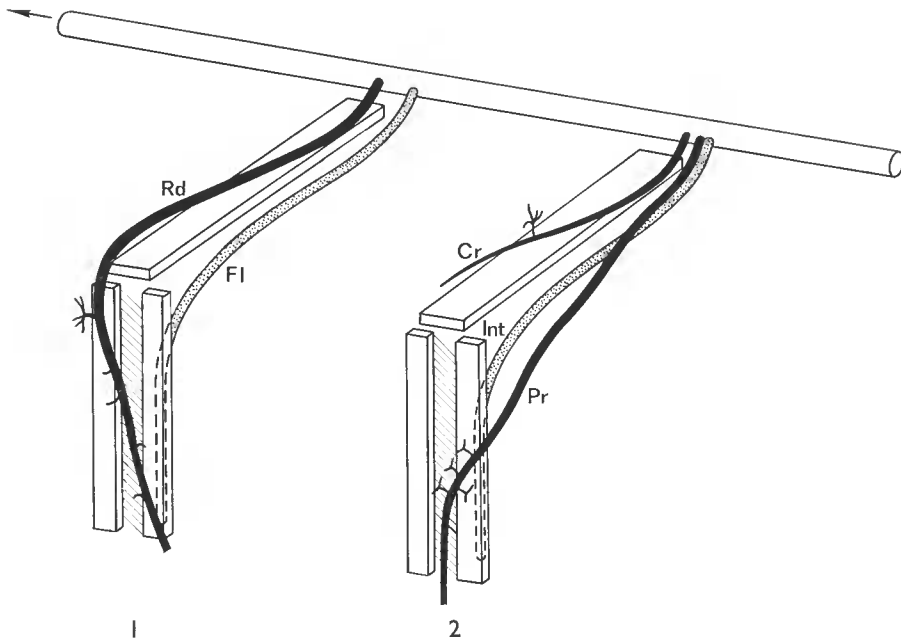


FIG. 11. — Schématisation des grands troncs nerveux desservant le zeugopode de l'Axolotl (Urodèles), membre antérieur (1) et membre postérieur (2).

*Cr*, nerf crural ; *Fl*, nerf fléchisseur brachial ; *Int*, nerfs interosseux ; *Pr*, nerf péronier ; *Rd*, nerf radial.

aux deux membres. Que devient cette identité chez les autres Tétrapodes dont nous excluons provisoirement les Lacertiliens ? Elle s'estompe et disparaît sous l'effet de modifications qui simplifient l'innervation, mais différemment selon le membre. C'est tout près de l'Axolotl, au sein des Urodèles, que nous allons trouver la première illustration de cette évolution. Comme on pourra le constater, on est déjà très éloigné des conditions de départ.

Dès la Salamandre terrestre, en effet, la divergence entre les deux membres est très

1. Il faut noter, cependant, que radial et crural occupent ici, comme chez tous les Tétrapodes, une position différente vis-à-vis de la pièce dorsale de leur ceinture respective. Le radial sort de l'épaule toujours caudalement à la scapula qui ne le sépare donc pas du grand tronc fléchisseur du membre ; le crural, au contraire, sort du bassin cranialement à l'ilion et se trouve ainsi séparé par cet os du sciatique.

grande (fig. 12). Chez cet animal, pratiquement libéré du milieu aquatique pour sa locomotion, les axones que nous avons vu dispersés chez l'Axolotl tendent à être captés par l'un des nerfs préexistants : le radial à l'avant-bras, le péronier à la jambe. Déjà le premier de ces nerfs assure à lui seul le contrôle de la loge dorsale ; le second toutefois n'est encore que prépondérant : si la branche interosseuse a disparu, des fibres arrivent encore par la voie du nerf crural. Elles ne vont plus se joindre au péronier mais se distribuent toujours au muscle extenseur le plus cranial de la loge, qu'elles tenaient déjà sous leur dépendance exclusive chez l'Axolotl.

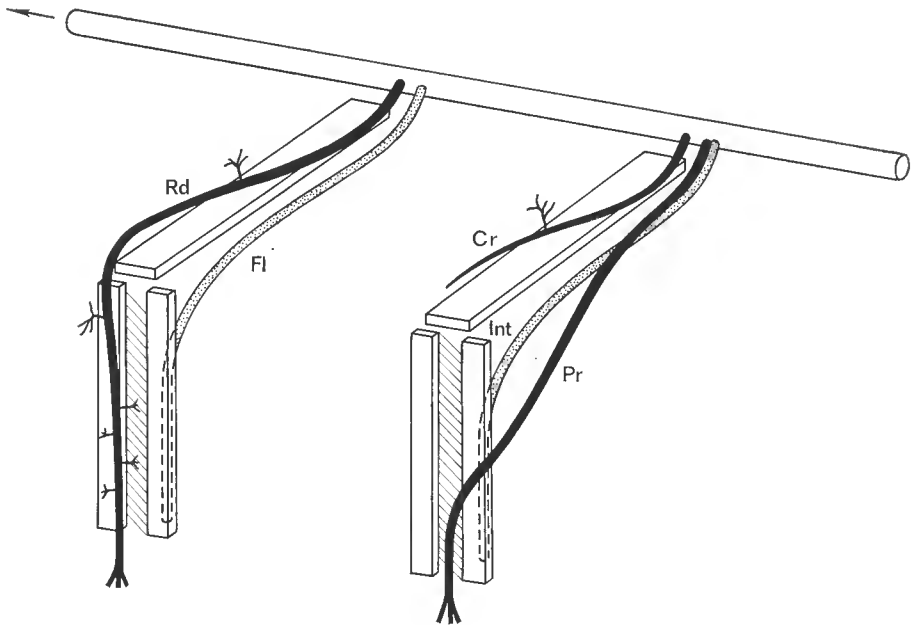


FIG. 12. — Schématisation des grands troncs nerveux desservant le zeugopode de *Salamandra* (Urodèles).

*Cr*, nerf crural ; *Fl*, nerf fléchisseur brachial ; *Int*, nerfs interosseux ; *Pr*, nerf péronier ; *Rd*, nerf radial.

Chez les Anoures cette réminiscence elle-même disparaît, et le péronier commande désormais à tous les extenseurs, comme le radial à l'avant-bras. Le groupement, encore incomplet au membre pelvien de la Salamandre, est devenu ici total aux deux membres (fig. 13).

C'est ce mode d'innervation qui est le plus répandu chez les Tétrapodes. Outre les Anoures, on le retrouve en effet chez les Rhynchocéphales, les Crocodiliens, les Oiseaux et les Thériens (fig. 14). Chéloniens et Monotrèmes s'y rattachent aussi mais chez eux l'un des membres montre un certain retard dans le groupement des fibres et laisse ainsi percevoir quelque indice de dispositions antérieures. Chez les premiers (fig. 15), c'est le membre thoracique où persiste un filet, parfois dédoublé (observation personnelle) et venu de l'interosseux, qui se joint au radial ; chez les seconds, c'est le membre pelvien où le crural continue



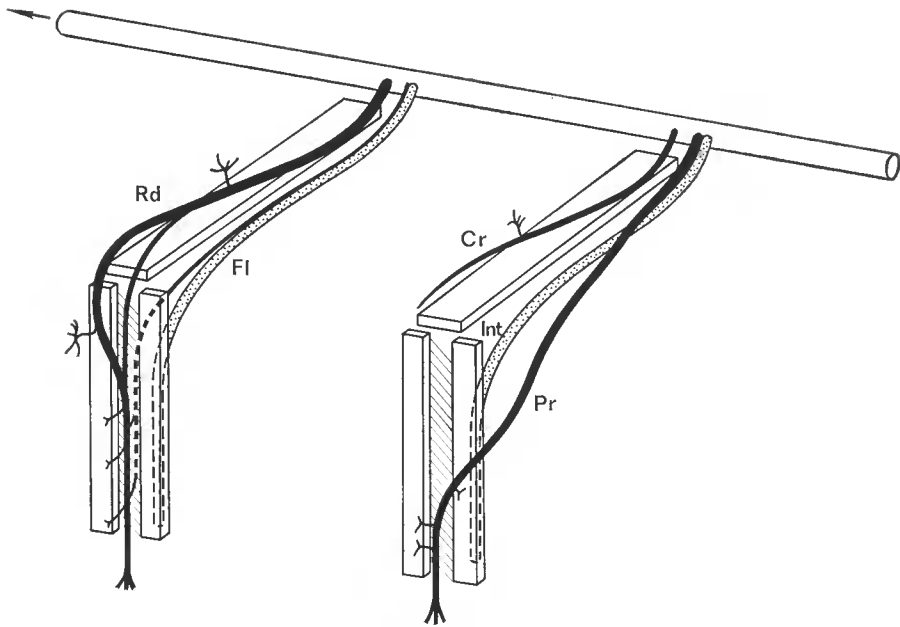


FIG. 13. — Schématisation des grands troncs nerveux desservant le zeugopode de *Leptodactylus* (Anoures).  
*Cr*, nerf crural ; *Fl*, nerf fléchisseur brachial ; *Int*, nerf interosseux ; *Pr*, nerf péronier ; *Rd*, nerf radial.

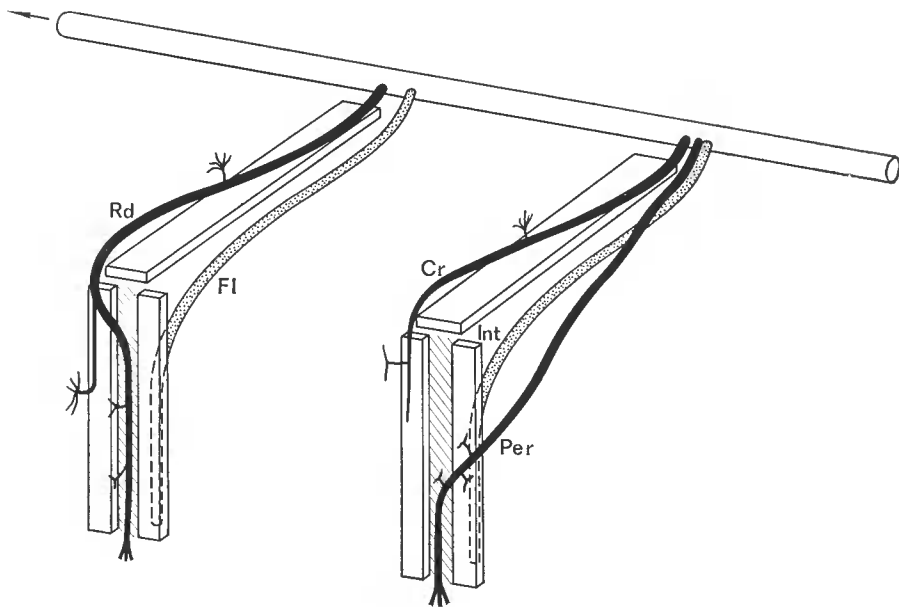


FIG. 14. — Schématisation des grands troncs nerveux desservant le zeugopode des Rhynchocéphales, des Crocodiliens, des Oiseaux et des Mammifères.  
*Cr*, nerf crural ; *Fl*, nerf fléchisseur brachial ; *Int*, nerf interosseux ; *Pr*, nerf péronier ; *Rd*, nerf radial.

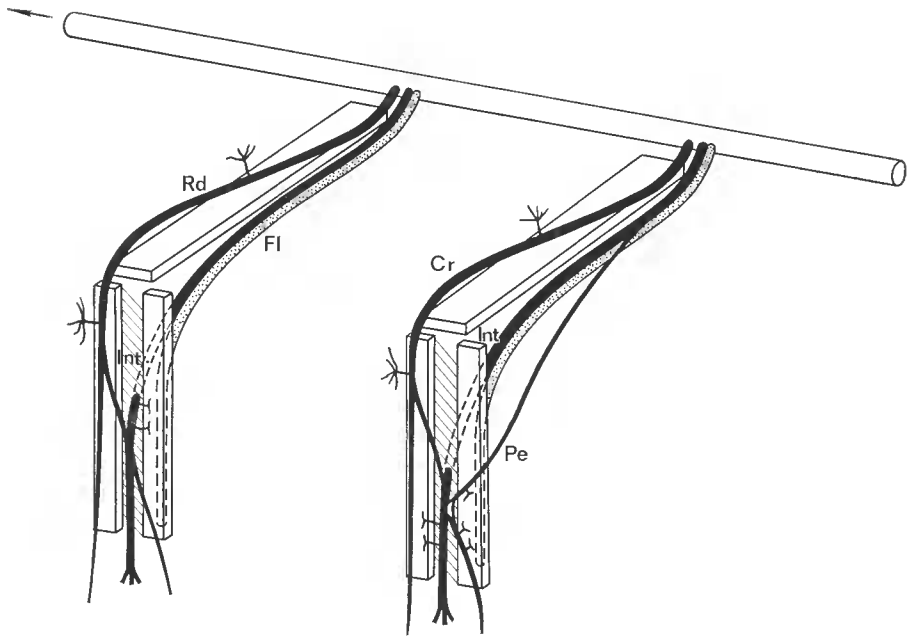


FIG. 15. — Schématisation des grands troncs nerveux desservant le zeugopode des Chéloniens.  
*Cr*, nerf crural ; *Fl*, nerf fléchisseur brachial ; *Int*, nerf interosseux ; *Pr*, nerf péronier ; *Rd*, nerf radial.

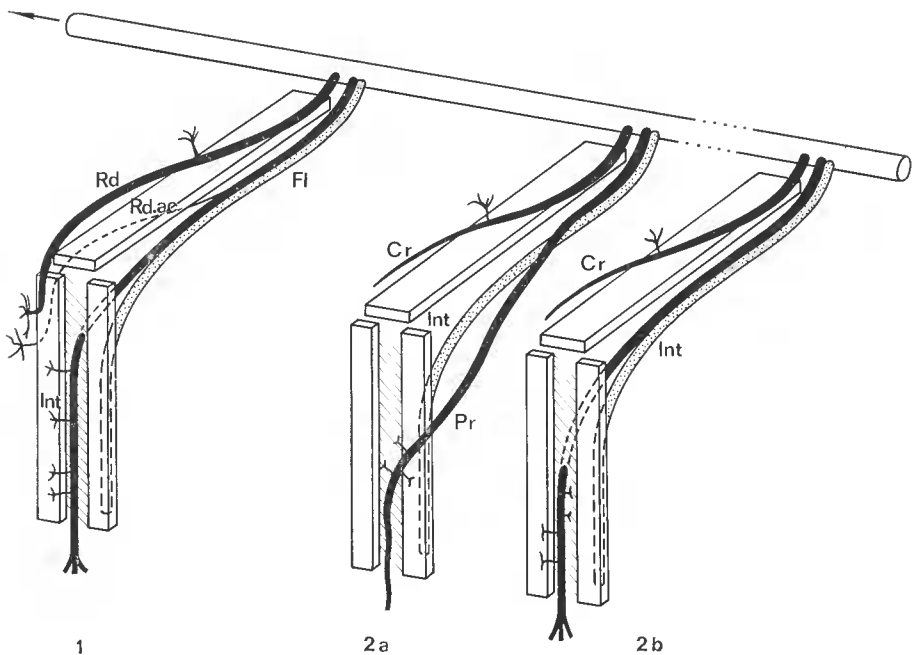


FIG. 16. — Schématisation des grands troncs nerveux du zeugopode des Lacertiliens au membre antérieur(1) et au membre postérieur (2a — type d'innervation A ; 2b — type d'innervation B).  
*Cr*, nerf crural ; *Fl*, nerf fléchisseur brachial ; *Int*, nerfs interosseux ; *Pr*, nerf péronier ; *Rd*, nerf radial ; *Rd.ac*, nerf radial accessoire.

de jouer dans la jambe un rôle plus ou moins actif : tantôt comparable à celui qu'il a chez la Salamandre, tantôt plus important. Dans le territoire qu'il contrôle se trouve toujours incluse, bien sûr, l'unité musculaire la plus craniale de la loge. Celle-ci, innervée exclusivement aux deux membres par le nerf venu de la région dorsale du stylopede, est la dernière à être abandonnée par lui lorsqu'il quitte le zeugopode.

En résumé, de l'examen qui précède, deux enseignements importants peuvent être dégagés. L'un concerne le regroupement des axones, phénomène qui affecte tous les Tétrapodes étudiés jusqu'à présent excepté certains Urodèles comme l'Amblystome. Provisoirement, la coupure semble passer entre les formes qui sont restées confinées au milieu aquatique et celles qui ont conquis le milieu terrestre (même si ultérieurement elles l'ont délaissé). Dans la plupart des cas le groupement est parfaitement réalisé et toutes les fibres d'un membre prennent une orientation commune. Le second des faits qui doit être remarqué a justement trait à cette orientation : elle est différente aux deux membres, mais invariable pour tous au niveau de chacun d'eux : c'est celle qu'impose le radial à l'avant-bras, le péronier à la jambe.

Face à une telle communauté de tendances, que nous offrent les Lacertiliens ? Un ensemble de traits qui les caractérisent seuls et les classent en marge de tous les autres Tétrapodes (fig. 16).

### Particularités des Lacertiliens et leur place parmi les Tétrapodes

Disons tout de suite que ces animaux (fig. 17), comme la plupart de ceux que nous venons de voir, montrent une tendance très nette au groupement des axones de leur loge dorsale en un seul tronc. Au membre antérieur, toutefois, le processus ne s'achève jamais et deux nerfs interviennent constamment, bien qu'inégalement : le radial et l'interosseux. De prime abord, on pourrait croire que nous avons ici une situation comparable à celle observée à l'avant-bras des Chéloniens ; à mieux y regarder on se rend compte que c'est exactement l'inverse qui se présente : c'est l'interosseux qui devient prépondérant et non le radial, qui réduit son champ d'action à quelques faisceaux du brachio-radial. Un tel mode d'innervation isole ces animaux de tous les autres Tétrapodes, excepté de l'Amphibénien *Bipes*, seul de son groupe à posséder encore des rudiments de membres.

Au membre pelvien, le regroupement des fibres nerveuses est achevé dans la plupart des cas mais le nerf qui les a captées n'est pas toujours le même. Très souvent c'est le péronier, exclusivement adopté chez les autres Tétrapodes, mais parfois aussi l'interosseux. Nous retrouvons alors, à peu de choses près, ce que l'on observe au membre antérieur. Cette dualité au membre postérieur des Lacertiliens le différencie d'une part radicalement de l'autre membre, d'autre part ne se retrouve nulle part ailleurs chez les autres Tétrapodes. Notons que le singulier mode d'innervation choisi à l'avant-bras se manifeste aussi à la jambe, mais qu'il n'a pu pénétrer partout. Y aurait-il une raison d'ordre adaptatif à l'existence de ce type B ? Ce dernier se serait différencié à l'arrière au moment où une convergence fonctionnelle apparaissait entre les deux membres ? Nous ne le pensons pas. La seule hypothèse qui paraisse vraisemblable, si l'on examine la répartition systématique du type B, est la suivante : ce type, produit d'une mutation, se serait manifesté plutôt au membre thoracique qu'au membre pelvien ; à l'avant il aurait eu le temps de coloniser entièrement

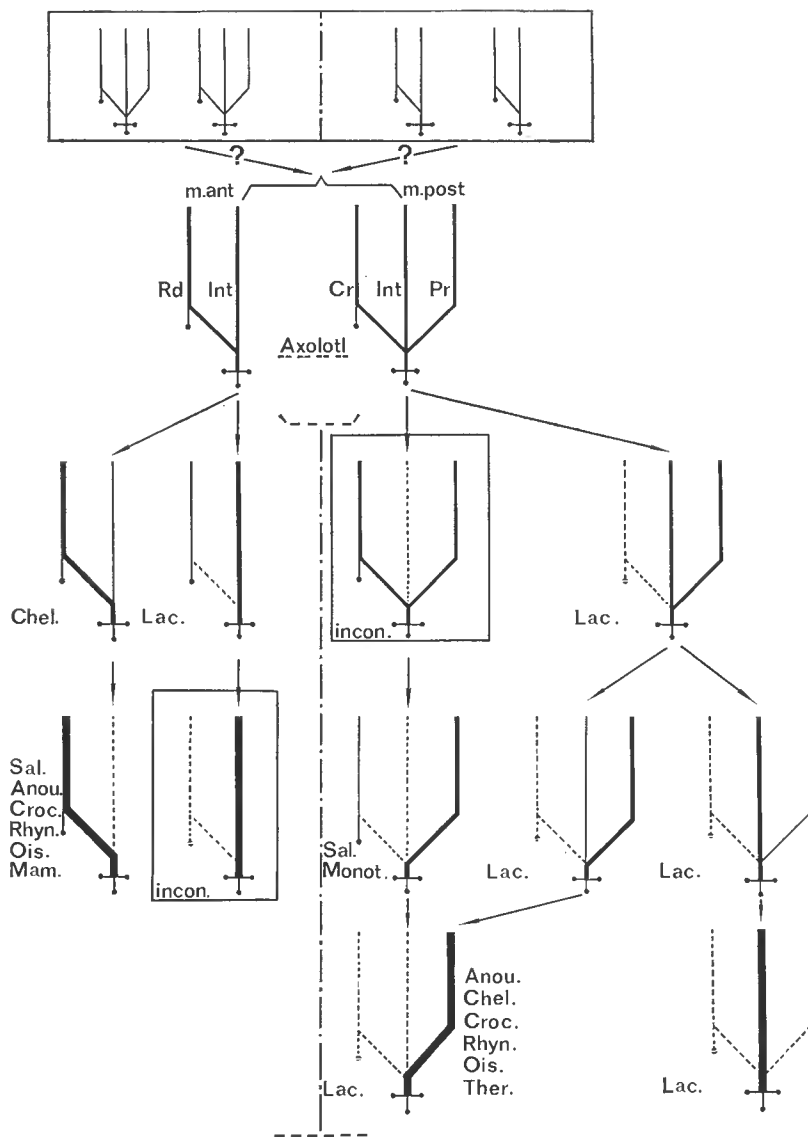


FIG. 17. — Essai de reconstitution schématique de l'évolution du dispositif nerveux desservant la loge dorsale du zeugopode des Tétrapodes ; l'Axolotl illustre l'étape la plus archaïque connue.

*Anou.*, Anoures ; *Chel.*, Chéloniens ; *Cr*, nerf crural ; *Croc.*, Crocodiliens ; *incon.*, inconnu ; *Int*, nerf interosseux ; *Lac.*, Lacertiliens ; *Mam.*, Mammifères ; *m.ant*, membre antérieur ; *Monot.*, Monotrèmes ; *m.post*, membre postérieur ; *Ois.*, Oiseaux ; *Pr*, nerf péronier ; *Rd*, nerf radial ; *Rhync.*, Rhynchocéphales ; *Sal.*, Salamandre ; *Ther.*, Thériens.

la souche lacertilienne, encore indivise ; à l'arrière, le morcellement déjà amorcé de la souche aurait rapidement bloqué son extension. Comme le type B ne peut dériver que d'un dispositif synthétique capable d'engendrer les divers modes d'innervation vus chez les Tétrapodes, il faut admettre que le dispositif synthétique s'est maintenu plus longtemps à la jambe qu'au bras. Ce fait, naturellement, pourrait expliquer l'inachèvement des types A et B de certains Lacertiliens : l'évolution vers A ou B s'effectuant dans un groupe en cours de dislocation géographique et génétique a pu acquérir par place des rythmes plus lents, parfois s'arrêter même. Ceci permettrait de comprendre la persistance du dispositif originel chez quelques rares Lacertiliens. Mais ce retard du membre pelvien pourrait surtout expliquer que ce membre ait, dans l'ensemble, mieux réussi le groupement de ses axones que l'autre. Cette tendance au groupement touchant au membre antérieur un organisme encore fruste (l'organisme que constitue en quelque sorte la collectivité des Lacertiliens) n'aurait pu être conduite à son terme ; se manifestant par contre plus tard au même pelvien, elle aurait trouvé un terrain plus propice pour se développer.

Quoiqu'il en soit, constatons que les Lacertiliens se placent en marge de tous les Tétrapodes vus jusqu'à présent par le type d'innervation de leur membre thoracique (que l'on ne retrouve que chez les Amphisbénien) et la diversité d'innervation du membre pelvien.

On doit, évidemment, s'interroger sur les raisons qui sont à l'origine de ces groupements de fibres et de leurs cheminements divers. Il faut bien constater, toutefois, que dans l'état actuel de nos connaissances, trop de données manquent encore, ou sont trop souvent étrangères à notre discipline pour pouvoir valablement conclure. Nous devons nous contenter, la plupart du temps, d'enregistrer des faits ; ainsi par exemple, pour ce premier phénomène qu'est la tendance très générale au groupement. Nous avons dit plus haut que son apparition semblait coïncider avec le passage de la vie aquatique à la vie terrestre. C'est ce qui semblait effectivement ressortir de l'examen d'animaux autres que les Lacertiliens, et il n'était pas illogique de penser que cette manifestation ait pu s'apparenter aux modifications entraînées par l'acquisition de la locomotion quadrupède. L'étude des Lacertiliens nous incite à plus de prudence. Si ces animaux, en effet, montrent comme les autres cette tendance au groupement, avec quel retard néanmoins celle-ci semble-t-elle apparaître au membre postérieur, et pendant combien de temps les Lacertiliens ont-ils marché avant qu'elle ne se produise ! Visiblement, si elle est née de l'adaptation à la locomotion, elle n'était pas indispensable à son exercice : les imperfections que l'on peut relever à son sujet çà et là chez les Tétrapodes en sont une nouvelle preuve. Pour l'instant donc on ne peut que constater l'existence de cette tendance dans la loge dorsale du zeugopode de ces animaux et l'ignorance où nous sommes du facteur qui l'a déclenchée. Des travaux sur les autres régions du membre, actuellement en cours, pourront peut-être nous éclairer davantage sur ce point.

S'interroger sur les raisons des divers trajets pris par ces groupements de fibres débouche aussi, pour l'instant, sur des résultats négatifs. On aurait pu croire, de prime abord, qu'il en irait autrement. A ne considérer que le nerf radial qui, chez les Tétrapodes autres que les Lacertiliens, véhicule tous les axones du zeugopode dorsal, on pourrait penser qu'une séparation entre fibres antagonistes était recherchée. Ce nerf, en effet, se trouve séparé dès le plexus des troncs qui desservent la loge ventrale et la ségrégation est donc ici parfaite. Malheureusement, au membre postérieur de ces mêmes animaux la discrimination paraît déjà moins nette. Si un seul nerf, le péronier, convoie toujours les fibres de la loge dorsale

du zeugopode, celui-ci se détache souvent du même tronc que les nerfs desservant la loge antagoniste. Même si chacun des lots possède sa gaine propre qui l'isole du voisin au sein du tronc commun, on peut se demander pourquoi les fibres de la loge dorsale ne passent pas par la voie du nerf crural homologue du radial. Celle-ci, distincte dès le plexus de toute autre, assurerait une ségrégation parfaite des deux lots. Mais ce qui ruine l'hypothèse d'une telle ségrégation, c'est l'exemple des Lacertiliens. Chez ceux-ci, en effet, au membre antérieur toujours, au membre pelvien quelquefois, les deux lots de fibres circulent ensemble dans un même canal sans qu'aucune cloison ne les sépare. Des coupes histologiques pratiquées en regard de l'articulation stylo-zeugopodique chez un certain nombre de genres en font foi. Il nous faut donc abandonner cette hypothèse et chercher ailleurs d'autres causes à ces orientations. Nous avons essayé d'en trouver dans l'adaptation ; en vain. En définitive, seule une constatation d'un ordre très différent peut être faite : les nerfs radial et péronier, généralement choisis, passent tous deux sur la face externe de l'articulation stylo-zeugopodique de leur membre respectif. C'est dire que, sur ces articulations, ces deux nerfs se trouvent parfaitement symétriques l'un par rapport à l'autre vis-à-vis du plan transversal vers lequel se rabattent les membres au cours de l'évolution. Y a-t-il à cela des raisons mécaniques ? Dans l'affirmative il faudrait admettre que l'Axolotl dont les membres sont, grosso modo, transversaux, montre déjà l'indice d'une telle évolution puisqu'il possède au membre pelvien un nerf déjà sans équivalent à l'avant et appelé à jouer chez les autres Tétrapodes un rôle capital, le péronier. Enfin, pourquoi d'autres voies ont-elles pu être utilisées par les Lacertiliens, au membre antérieur toujours, au membre pelvien quelquefois ? Voilà des questions auxquelles il nous est impossible de répondre pour l'instant.

## V. — CONCLUSIONS

Au terme de cette étude sur l'innervation du zeugopode des Lacertiliens, des constatations de deux types peuvent être dégagées. Les unes concernent exclusivement ces animaux ; les autres sont tirées de leurs comparaisons avec les autres Tétrapodes. L'ensemble nous permet de mieux connaître le groupe concerné et de le mieux situer dans le courant évolutif général.

Quatre troncs innervent habituellement le zeugopode des Lacertiliens mais l'un d'eux, le péronier, peut quelquefois manquer. Tous se reconnaissent aisément à un certain nombre de traits ; la plupart, toutefois, sont sujets à variation. Les deux nerfs médians, l'interosseux jambier et le péronier, sont instables par leur destination, et les deux derniers voient en outre varier, respectivement, leur trajet et leur origine. Ces deux éléments, en revanche, sont conjointement fluctuants chez l'ulnaire. Le radial, lui, ne montre aucune variation, alors que le fibulaire externe les présente toutes. Enfin l'interosseux antibrachial, dont la destination peut changer dans la loge ventrale devient parfaitement stable dans la loge opposée. Si donc l'instabilité n'est pas générale, elle est quand même largement répandue. Les deux loges ventrales montrent à ce sujet un comportement identique et toutes deux présentent des fluctuations d'ampleurs moyennes. La situation est très différente dans les loges oppo-

sées : à la fixité qui paraît toujours à l'avant-bras répond une variabilité particulièrement marquée à la jambe.

Ressemblances et différences que nous venons de mettre en relief pour ces diverses loges, à propos de l'instabilité nerveuse, se retrouvent exactement vis-à-vis du choix des troncs qui véhiculent l'innervation. Sur ce point, en effet, les deux loges ventrales sont de nouveau très comparables et leur examen confirme tout à fait l'hypothèse émise au début de ce travail et qui le sous-tend tout entier : visiblement, de part et d'autre, des nerfs homotypes sont concernés. On trouve, certes, des différences de part et d'autre, mais, les membres ayant subi depuis longtemps des évolutions fort divergentes, il est naturel que leurs nerfs en portent les traces. On peut, toutefois, comparer avec une relative facilité médian et interosseux antibrachiaux à leurs homonymes jambiers, et ulnaire à fibulaire externe.

Aux loges dorsales, par contre, les modes d'innervation sont tout à fait disparates. De temps à autre, quand les deux interosseux ont une destinée semblable, une ressemblance apparaît. Mais pour le reste, on peut voir que le erural, homologue du radial, ne pénètre jamais dans le zeugopode, et qu'enfin, à la jambe, le péronier, souvent seul présent, ne possède même pas d'équivalent au membre antérieur. Doit-on supposer que notre hypothèse de départ est fautive, et que les correspondances observées entre les loges ventrales sont dues au hasard ? Doit-on au contraire la conserver et admettre alors que, pour une raison que nous ne connaissons pas, la divergence évolutive s'est manifestée avec beaucoup plus de force dans les loges dorsales que dans les loges opposées, masquant plus fortement ici les correspondances initiales ou les faisant même totalement disparaître ? Nous inclinons plus volontiers vers la seconde proposition. Tout nous y incite : d'abord, d'un point de vue théorique, le grand intérêt explicatif de l'hypothèse de départ pour la compréhension de l'histoire des Tétrapodes, hypothèse dont la vraisemblance est étayée par de nombreux travaux tant anatomiques qu'embryologiques ; ensuite, dans le cadre de notre travail, les similitudes indéniables observées entre les loges ventrales des deux membres ; enfin, dans les loges opposées, les concordances qui surgissent de loin en loin (pour l'interosseux) ou que l'on pressent (rôles très voisins des nerfs dorsaux des stylopoies) et qui évoquent incontestablement un schéma initial commun.

Un élément important nous confirme dans cette idée : c'est la découverte de dispositions très voisines de celle dont nous supposons ci-dessus l'existence dans un autre groupe de Tétrapodes, les Urodèles. Là, chez des formes aquatiques comme l'Axolotl, on observe de part et d'autre une distribution semblable, à quelques détails près, des nerfs métazonaux. Comme ce trait, jugé primitif, va de pair avec une orientation estimée également primitive des membres (ils sont à peu près transversaux en position de repos) et qu'enfin, dans la nature actuelle, cet animal nous donne, avec ceux de son groupe, l'image la plus approchée possible des premiers Tétrapodes, nous pouvons raisonnablement le considérer comme primitif et le prendre comme base de départ pour toutes nos comparaisons.

Nous voyons d'abord que, chez lui, nerfs dorsaux du stylopoie et nerfs interosseux interviennent de façon tout à fait semblable aux loges dorsales des deux membres (cf. fig. 11) ; nous constatons aussi que, dès ce niveau systématique, le nerf péronier ne possède pas d'équivalent au membre antérieur ; enfin, à partir de lui nous pouvons juger des évolutions ultérieures. Après, en effet, l'un des axes nerveux est toujours préféré aux autres, pour desservir les loges dorsales. Chez les Lacertiliens c'est l'interosseux à l'avant, tandis qu'à l'arrière c'est quelquefois ce nerf mais plus souvent le péronier. Chez les autres Tétrapodes

c'est toujours le radial au membre thoracique, le péronier au membre pelvien. Les Lacertiliens se particularisent donc par un membre antérieur singulier et un membre pelvien variable et les Tétrapodes nous apparaissent ainsi composés de deux lots très inégaux : l'un comprenant les Lacertiliens auxquels se rallient les Amphibéniens (cas de *Bipes*), l'autre le reste des Tétrapodes. Ceux des Urodèles qui ne présentent pas de disposition synthétique s'intégreraient naturellement au dernier puisqu'ils possèdent un nerf péronier prépondérant. Les autres s'y rattacheraient nettement, pensons-nous, à cause de ce nerf qui, bien que faible encore, est déjà sans équivalent au membre thoracique. L'élément correspondant a-t-il disparu ? ou bien le péronier est-il une néo-formation ? Nous ne le savons pas. Il n'est pas possible non plus de préciser la cause ni le moment du déclenchement de cette tendance au groupement. Tout au plus, pour l'instant, peut-on constater que, dans le cas général, les voies choisies des deux membres se trouvent exactement symétriques l'une par rapport à l'autre, vis-à-vis du plan transversal vers lequel se rabattent ces membres au cours de l'évolution. Ceux des Urodèles, qui montrent au repos des appendices presque transversaux, porteraient donc déjà, inscrite dans leur innervation, la condition qui paraît liée à un tel mouvement : la présence d'un nerf péronier. Pourquoi les Lacertiliens ont-ils préféré d'autres voies bien que leurs membres aient adopté une orientation semblable à celle des autres Tétrapodes ? Nous l'ignorons et malgré nos tentatives il n'a pas été possible de mettre ce phénomène en relation avec l'adaptation (JULLIEN, 1967). Nous pouvons signaler seulement deux faits : le groupement, presque toujours achevé à l'arrière, reste toujours incomplet à l'avant ; enfin, le mode d'innervation au membre thoracique s'avère d'acquisition beaucoup plus ancienne que ceux du membre pelvien. La disposition singulière du membre antérieur est, en effet, commune aux Lacertiliens et aux Amphibéniens (puisque *Bipes* la possède) et sa mise en place remonte donc à une date antérieure à la séparation des souches de ces deux Ordres. Cette grande ancienneté pourrait d'ailleurs expliquer la constante imperfection de groupement observée à l'avant, la tendance conduisant à celui-ci apparaissant là trop tôt, dans un organisme encore fruste. Touchant beaucoup plus tard le membre pelvien, elle aurait eu alors beaucoup plus de chances d'arriver à son terme, l'intégration organique, plus achevée, permettant de mieux répondre à cette sollicitation.

#### NOMS LATINS DES NERFS ET MUSCLES CITÉS DANS LE TEXTE

##### Nerfs

brachial accessoire .....	<i>brachialis accessorius</i>
crural .....	<i>cruralis</i>
fibulaire externe.....	<i>fibularis externus</i>
fibulaire interne.....	<i>fibularis internus</i>
fléchisseur brachial.....	<i>flexor brachialis</i>
interosseux .....	<i>interosseus</i>
médian .....	<i>medianus</i>
péronier.....	<i>peroneus</i>
plantaire latéral .....	<i>plantaris lateralis</i>
plantaire médian.....	<i>plantaris medialis</i>



radial. ....	<i>radialis</i>
radial marginal. ....	<i>radialis marginalis</i>
rameau médian. ....	<i>ramus medialis</i>
saphène externe. ....	<i>saphenus externus</i>
sciatique. ....	<i>ischiadicus</i>
sciatique poplité externe. ....	<i>ischiadicus dorsalis</i>
sciatique poplité interne. ....	<i>ischiadicus ventralis</i>
sural. ....	<i>suralis</i>
tibial. ....	<i>tibialis</i>
ulnaire. ....	<i>ulnaris</i>

### Muscles

abducteur du cinquième métacarpien. ....	<i>abductor ossis metacarpi quinti</i>
arcual. ....	<i>arcualis</i>
biceps. ....	<i>biceps brachii</i>
brachial. ....	<i>brachialis anticus</i>
brachio-radial. ....	<i>brachio-radialis</i>
carré pronateur. ....	<i>pronator quadratus</i>
coraco-brachial. ....	<i>coraco-brachialis</i>
dentelé. ....	<i>serratus</i>
épitrochléo-anconé. ....	<i>epithrochleo-anconeus</i>
extenseur commun des doigts. ....	<i>extensor digitorum communis</i>
extenseur fibulaire du tarse. ....	<i>extensor tarsi fibularis</i>
extenseur du tibia. ....	<i>extensor tibiae</i>
extenseur tibial du tarse. ....	<i>extensor tarsi tibialis</i>
extenseur ulnaire du carpe. ....	<i>extensor carpi ulnaris</i>
fléchisseur antérieur du tibia. ....	<i>flexor tibiae anterior</i>
fléchisseur commun des doigts. ....	<i>flexor digitorum communis</i>
fléchisseur du 5 <sup>e</sup> orteil. ....	<i>flexor digiti quinti</i>
fléchisseur postérieur du tibia. ....	<i>flexor tibiae posterior</i>
fléchisseur primordial du tibia. ....	<i>flexor tibiae primordialis</i>
fléchisseur profond des doigts. ....	<i>flexor digitorum profundus</i>
fléchisseur radial du carpe. ....	<i>flexor carpi radialis</i>
fléchisseur ulnaire. ....	<i>flexor ulnaris</i>
gastrocnémien. ....	<i>gastrocnemius</i>
grand dorsal. ....	<i>latissimus dorsi</i>
ilio-extenseur. ....	<i>ilio-extensorius</i>
ilio-fibulaire. ....	<i>ilio-fibularis</i>
pronateur accessoire. ....	<i>pronator accessorius</i>
pronateur profond. ....	<i>pronator profundus</i>
rétracteur dorsal. ....	<i>retractor dorsalis</i>
rond pronateur. ....	<i>pronator teres</i>
triceps brachial. ....	<i>triceps brachii</i>

### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- APPLETON, A. B., 1928. — The muscles and nerves of the post-axial region of the Tetrapod thigh. *J. Anat.*, **62** : 364-438, 15 fig.
- AXT, M. C., 1919. — Die Beugemuskeln der Hinterextremität von *Emys blandingi*. *Morph. Jahrb.*, **50** : 351-372, 8 pl.

- BELLAIRS, A. D'A., 1960. — Reptiles : life, history, evolution and structure. New-York, Harper, 192 p., 12 fig.
- DE VIS, C. W., 1884. — Myology of *Chlamydosaurus kingi*. *Proc. Linn. Soc. New South Wales* : 300-320.
- FÜRBRINGER, H., 1870. — Die Knochen und Muskeln der Extremitäten bei den Schlangenähnlichen Saurien. Indug. Dissert. 58 p., W. Engelman, Berlin-Leipzig.
- 1900. — Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates und der Schultermuskeln. Part. 4, *Jen. Zeitsch. f. Naturwiss.*, **34** : 215-718.
- GADOW, H., 1881-1882. — Beiträge zur Myologie der Hinteren Extremität der Reptilien. *Morph. Jahrb.*, **7** : 329-466, 5 pl.
- GASC, J. P., 1963. — Adaptation à la marche arboricole chez le Caméléon. Étude myologique du membre antérieur de *Chamaeleon parsoni* Cuv. *Arch. Anat. Hist. Embr. Strasbourg*, **46** : 81-115.
- GEORGE, J. C., 1948. — The muscular system of *Uromastix hardwickii* (Gray). *J. Animal Morph. Physiol.*, **3** : 25-35.
- GÜNTHER, A., 1867. — Contribution to the anatomy of *Hatteria* (*Rhynchocephalus*) Owen. *Phil. Trans. R. Soc.*, **157** : 595-629.
- HAINES, R. W., 1934. — The homologie of the flexor and adductor muscles of the thigh. *J. Morph.*, **56** : 21-49.
- 1935. — A consideration of the constancy of muscular nerve supply. *J. Anat.*, **70** : 33-55.
- 1939. — A revision of the extensor muscles of the forearm in Tetrapods. *J. Anat.*, **73** : 211-233.
- 1950. — The flexor muscles of the forearm and hand in lizards and mammals. *J. Anat.*, **84** : 13-29.
- HARRIS, V. A., 1963. — The anatomy of the rainbow lizard, *Agama agama* L. London, Hutchinson Tropical Monographs, 104 p., 39 fig.
- HAUGHTON, S., 1864-1866. — Notes on Animals Mechanics : on the muscular anatomy of the Crocodile. *Proc. R. Ir. Acad.*, **9** : 267-277, 2 fig.
- 1868. — On the muscular anatomy of the Alligator. *Ann. Mag. nat. Hist.*, **1** : 282-292
- HOWELL, A. B., 1936. — Morphogenesis of the shoulder architecture. Part IV, Reptilia. *Quart. Rev. Biol.*, **11** : 183-208, 4 fig.
- 1938. — Morphogenesis of the architecture of hip and thigh. *J. Morph.*, **62** : 177-218, 4 fig.
- JULLIEN, R., 1966-1967. — Les deux types d'innervation de la jambe des Lacertiliens. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2<sup>e</sup> série, **38** : 767-778, 3 fig.
- KRIEGLER, W., 1961. — Zur Myologie des Beckens und der Hinterextremität der Reptilien. *Morph. Jahrb.*, **101** : 541-625.
- LÉCURU, S., 1968. — Myologie et innervation du membre antérieur des Lacertiliens. *Mém. Mus. Hist. nat., sér. A. Zool.*, **48** (fasc. 3) : 127-215, 70 fig.
- 1968. — Constitution du plexus brachial des Lacertiliens (Reptilia). *Jour. für Hirn.* **10** (6) : 499-513, 10 fig., 4 tabl.
- MC MURRICH, J. P., 1903. — The phylogeny of the forearm flexors. *Ann. J. Anat.*, **2** : 177-209.
- MIVART, St Georges, 1867. — Notes on the myology of *Iguana tuberculata* G. *Proc. zool. Soc. Lond.* : 766-797, 18 fig.
- 1870. — On the myology of *Chamaeleo parsonii* G. *Ibid.* : 850-890.

- OGUSHI, K., 1913. — Anatomische Studien an der Japanischen dreikralligen Lippensehildkröte (*Trionyx japonicus*). *Morph. Jahrb.* : 299-562, 8 pl.
- PERRIN, A., 1892 a. — Membre postérieur chez un certain nombre de Batraciens et de Sauriens. *Bull. sci. Fr. Belg.*, **6**, 3<sup>e</sup> sér. : 372-552, 13 pl.
- 1892 b. — Muscles des extrémités inférieures de quelques Sauriens. *Bull. Soc. Phil. Paris*, 8<sup>e</sup> sér., **4**, (2) : 5.
- 1894 a. — Remarques sur les muscles du membre postérieur de quelques Sauriens. *Ibid.*, 8<sup>e</sup> sér., **6** : 94-95.
- 1894 b. — Remarques sur les muscles et les os du membre postérieur de l'*Hatteria punctata*. *C. r. Acad. Sci., Paris*, **119** : 1278-1279.
- 1899. — Contribution sur l'étude de la myologie comparée : le membre antérieur chez un certain nombre de Batraciens et de Sauriens. *Bull. sci. Fr. et Belg.*, **32** : 220-535.
- RABL, C., 1915. — Ueber die Muskeln und Nerven der Extremitäten von *Iguana tuberculata* G. *Arb. Anat. Int. Wiesbaden*, **53** : 681-799.
- RIBBING, L., 1907. — Die distale Armmuskulatur der Amphibien, Reptilien und Säugetiere. *Zool. Jahrb.*, **23** : 587-682.
- 1938. — Die Muskeln und Nerven der Extremitäten. In BOLK, GÖPPERT, KALLIUS, LUBOSCH : Handbuch der Vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Berlin und Wien, Urban und Schwarzenberg, **5** : 543-656, 85 fig.
- ROMER, A. S., 1922. — The locomotor apparatus of certain primitive and mammals like Reptiles. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **46** : 517-606.
- SANDERS, M., 1870. — Notes on the myology of *Platydictylus japonicus*. *Proc. zool. Soc. Lond.* : 413-426.
- 1872. — Notes on the myology of *Liolepis belli*. *Proc. zool. Soc. Lond.* : 154-183.
- 1874. — On the myology of the *Phrynosoma coronatum*. *Proc. zool. Soc. Lond.* : 72-89.
- SEWERTZOFF, A. N., 1908. — Studien über die Entwicklung der Muskeln, Nerven und des Skeletts der Extremitäten der niederen Tetrapoda. *Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou (N. S.)*, **21** : 1-430.
- SNYDER, R. C., 1952. — Quadrupedal and bipedal locomotion of lizards. *Copeia* : 64-70.
- 1954. — The anatomy and function of the pelvic girdle and hindlimb in lizard locomotion. *Am. J. Anat.*, **95** : 1-46.
- 1962. — Adaptations for bipedal locomotion of lizards. *Amer. Zool.*, **2** : 191-203.
- STRAUS, W. L., 1942. — The homologies of the forearm flexors : urodeles, lizards, mammals. *Am. J. Anat.*, **70** : 281-316.
- VAN DER HORST, C. I., 1934. — Zerebrospinales Nervensystem : der Plexus Lombosaerialis, In Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch : Handbuch der Vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Berlin und Wien, Urban und Schwarzenberg, **2** : 533-559, 10 fig.
- WETTSTEIN, O. VON, 1931. — *Rhynchocephalia*. In KÜKENTHAL : Handbuch der Zoologie. Berlin und Leipzig, Walter de Gruyter and Co., **7** (1), fasc. 1.
- 1937. — *Crocodylia*. In KÜKENTHAL : Handbuch der Zoologie. Berlin und Leipzig, Walter de Gruyter and Co, **7** (1), fasc. 3.